UNIVERSITÉ D'ALGER

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

ANNÉE 1968 - N°

ETUDE DE L'ELECTRORETINOGRAMME DU Scorpion Androctonus australis

(Travail du Laboratoire de Biophysique)

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MEDECINE

présentée et soutenue publiquement le Juin 1968

par

CHERRAK Mohammed

Moniteur en Biophysique

Né le 1er Février 1940 à TLEMCEN

MEMBRES DU JURY :

MM. P. CARRICABURU, Professeur de Biophysique ..... *Président.*

M. AOUCHICHE, Professeur de clinique ophtalmologique et d'ophtalmologie intertropicale. Doyen de la Faculté .....

J. BROCAS, Maître de Conférences Agrégé (Physiologie) .....

H. ABDELOUAHAB, Maître de Conférences Agrégé (Oto-rhino-laryngologie) .....

Juges.

UNIVERSITÉ D'ALGER

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

ANNÉE 1968 - N°

ETUDE DE L'ELECTRORETINOGRAMME DU Scorpion Androctonus australis

(Travail du Laboratoire de Biophysique)

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MEDECINE

présentée et soutenue publiquement le Juin 1968

par

CHERRAK Mohammed

Moniteur en Biophysique

Né le 1er Février 1940 à TLEMCEN

MEMBRES DU JURY :

MM. P. CARRICABURU, Professeur de Biophysique ..... *Président.*

M. AOUCHICHE, Professeur de clinique ophtalmologique et d'ophtalmologie intertropicale. Doyen de la Faculté .....

J. BROCAS, Maître de Conférences Agrégé (Physiologie) ..... *Juges.*

H. ABDELOUAHAB, Maître de Conférences Agrégé (Oto-rhino-laryngologie) .....

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Je dédie cette thèse à

- mon père à qui je dois tout

- ma femme

- ma mère

- Rachid, Nouria et Chouaïb,

- mes soeurs et leurs maris,

- tous les miens .

- à tous mes maîtres

- à mes amis,

- à mes collègues et amis du laboratoire de biophysique

- à tous ceux qui ont aidé à la réalisation de ce travail .

- à Monsieur IRUN-BERY de l'institut Pasteur.

- à mes collègues de la clinique d'O.R.L.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536513_0026

Monsieur Le Professeur P. CARRICABURU
Professeur de Biophysique
Docteur és Sciences Physiques

Voici déjà trois ans que vous avez bien voulu m'accueillir dans votre laboratoire et ma vie a pris un sens grâce à vos encouragements, vos conseils et votre infinie bienveillance .

Vous m'avez appris "à manier le fer à souder" tout comme vous avez su me communiquer l'attrait de la recherche et la rigueur scientifique qui vous animent dans tous vos travaux .

Je suis heureux de vous exprimer mon infinie gratitude et de vous assurer de mon respectueux dévouement .

*

Monsieur Le Professeur M. AOUCHICHE
Professeur de clinique Ophtalmologique et
Ophtalmologie intertropicale
Doyen de la Faculté de Médecine et de Pharmacie .

Nous vous adressons nos respectueux remerciements pour l'accueil bienveillant que vous nous avez réservé; pour l'intérêt que vous voulez bien nous témoigner et pour l'honneur que vous nous faites d'être de nos juges .

*

Monsieur Le Professeur J. BROCAS
Professeur de Physiologie

Nous vous adressons nos respectueux remerciements pour l'intérêt que vous avez bien voulu accorder à notre travail et que vous nous témoignez aujourd'hui en acceptant de faire partie de notre jury .

*

Monsieur Le Professeur H. ABDELOUAHAB
Professeur d'oto-rhino-laryngologie

C'est sous votre direction que nous faisons nos premières armes en oto-rhino-laryngologie . Vous nous avez ouvert votre service et fait partager votre amour de cette spécialité .

Veuillez trouver ici l'expression de notre reconnaissance .

*

العلم علمان

علم الأديان وعلم الأبدان

" La Science se compose de deux sciences :

Celle des religions et celle des corps "

(Le Prophète)

S E R M E N T D ' H I P P O C R A T E

-:-:-:-:-

En présence des maîtres de cette Faculté, de mes chers condisciples, je promets et je jure, au nom de L ' Etre Suprême, d'être fidèle aux lois de l'honneur et de la probité dans l'exercice de la médecine .

Je donnerai mes soins gratuits à l'indigent et n'exigerai jamais un salaire au dessus de mon travail . Admis dans l'intérieur des maisons, mes yeux ne verront pas ce qui s'y passe, ma langue taira les secrets qui lui seront confiés et mon état ne servira pas à corrompre les mœurs ni à favoriser le crime . Respectueux et reconnaissant envers mes maîtres, je rendrai à leurs enfants l'instruction que j'ai reçue de leurs pères .

Que les hommes m'accordent leur estime si je suis fidèle à mes promesses !

Que je sois couvert d'opprobre et méprisé de mes confrères si j'y manque .

-:-:-:-:-

" Sapiens nihil affirmat
quod non probet "

I N T R O D U C T I O N

L'étude des réponses électrorétinographiques chez l'animal est intéressante pour le clinicien dans la mesure où elle permet de mettre en évidence de grands processus généraux et montre les modalités successives d'une fonction à travers l'échelle des invertébrés et des vertébrés .

Dans l'échelle de la complexité animale croissante qui débute avec les organismes unicellulaires pour aboutir aux insectes sociaux d'une part, aux primates et à l'homme de l'autre, nous avons quant à nous choisi d'étudier l'électrorétinogramme d'un invertébré : le Scorpion Androctonus australis .

Nous nous sommes adressés à Androtonus australis en raison de sa grande fréquence en Algérie et de sa grande taille et surtout en raison de l'absence de travaux antérieurs sur cette espèce : en effet, alors que les différentes espèces de limules ont été l'objet d'un très grand nombre de travaux concernant l'électrorétinogramme, le sou-embranchement des chélicérates, à l'exception des Araignées, semble avoir peu intéressé les chercheurs . En particulier, les scorpions n'ont à notre connaissance suscité aucune étude électrorétinographique .

Il peut être relevé une quantité presque infinie de tracés électrorétinographiques puisque les réponses électriques changent en fonction de très nombreux paramètres .

Toutefois, les tracés suivants ont plus particulièrement retenu notre attention. Ce sont :

- l' ERG en réponse à un stimulus blanc, bref et isolé
- l' ERG en réponse à un stimulus de longue durée
- l' ERG en réponse à des stimuli d'intensité variable
- l' ERG en réponse à une stimulation lumineuse intermittente ou Flicker .
- l' ERG en réponse à un stimulus en lumière polarisée
- les modifications de l'ERG sous différentes drogues .

Dans un premier chapitre de généralités, nous tracerons brièvement l'historique de l'électrorétinographie et nous rappellerons les caractéristiques générales de l'électrorétinogramme .

Dans le chapitre deux, nous décrirons l'appareillage et les techniques d'enregistrement employées .

Dans le chapitre trois nous analyserons les modifications de l'électrorétinogramme en fonction des différents paramètres de stimulation lumineuse choisis .

* *

*

C H A P I T R E I

G E N E R A L I T E S

+++

L'électrophysiologie apporte au clinicien un concours précieux, car elle permet souvent d'apprécier avec objectivité le diagnostic et le pronostic de nombreuses affections .

C'est ainsi que l'électrorétinographie s'est introduite progressivement dans la pratique ophtalmologique. Elle s'avère un examen complémentaire qui peut être riche en enseignements .

Cependant, si la connaissance des potentiels d'action de la rétine est ancienne, ce n'est qu'avec le perfectionnement de l'appareillage et, entre autres des amplificateurs, qu'au cours des dernières années les connaissances sur l'électrorétinographie se sont accrues; une place de premier plan revient d'ailleurs à GRANIT dans les notions actuelles .

C'est en I849 que DU BOIS - REYMOND découvrit sur les vertébrés l'existence d'une différence de potentiel entre la région cornéenne et le fond de l'oeil, obtenue en dehors de toute stimulation : le potentiel cornéo-rétinien .

Quelques années plus tard, en I865, HOLMGREEN découvrit qu'il se superposait au potentiel de repos une brusque variation depotentiel au moment de l'établissement d'un éclairement.

Le premier potentiel d'action chez l'homme est découvert par DEWAR en I877. Mais l'étude de ces variations rapides de potentiel reste longtemps malaisée faute d'une technique appropriée et il faut attendre I903 pour voir GOTH enregistrer en fonction du temps le premier ERG au moyen d'un électromètre à corde .

Puis l'électromètre à corde et sutout l'amplification par lampes électroniques permet d'étudier les différentes composantes de l'électrorétinogramme .

Dès le début du XXe siècle apparaissent également les premiers essais d'analyse formelle de l'ERG et c'est Ragnar GRANIT qui ouvre l'ère physiologique moderne en Electrorétinographie . Ses travaux s'échelonnent de I933 à nos jours et avec les Professeus Geoge WALD et Kaldan Keffer HARTLINE, il vient de se voir décerner le prix NOBEL pour ses découvertes sur les processus visuels chimiques et physiologiques primaires dans l'oeil .

Ainsi, les phénomènes électriques liés àla vision ont attiré depuis longtemps l'attention et ont été l'objet d'études approfondies . Les travaux consacrés à l'électrorétinographie sont très nombreux et cette multitude de recherches et de publications rend toute approche de la question dans son ensemble difficile .

Les différents aspects de ce problème sont repris dans l'oeuvre de Ragnar Granit (I935, I947 et in Davson I962), dans la monographie de Danis (I959), dans le volume de Muller Limmroth (I959), dans le travail de Brindley (I960) et pour l'aspect clinique dans le travail de Jayle, Boyer et Saraco (I965) .

* * *

On peut définir, avec BREGEAT, l'ERG comme " l'enre - gistrement d'une riposte électrique de la rétine à une forte stimulation lumineuse " . Autrement dit, c'est l'inscription graphique du courant d'action rétinien déclenché par une variation suffisante de l'éclairement de la rétine .

Bien que le mécanisme intime de cette réponse rétinienne ne soit pas encore précisé avec certitude, certaines acquisitions expérimentales permettent d'avancer quelques hypothèses sur l'origine de l' ERG .

Comme toutes les cellules nerveuses, les éléments figurés de la rétine possèdent, en dehors de toute excitation, un potentiel de repos . On peut apprécier l'existence globale de ce courant de repos en l'enregistrant expérimentalement entre les surfaces externe et interne de la rétine . On fabrique maintenant des microélectrodes dont la pointe a moins de un micron de diamètre et permet de piquer dans une seule cellule rétinienne pour en recueillir la réponse électrique . C'est ainsi qu'on recueille des phénomènes électriques très variés en fonction de lé région que pique la microélectrode .

Chez les mollusques bivalves par exemple, en recueillant avec de fines électrodes les différentes de potentiel qui prennent naissance dans les récepteurs photosensibles sous l'influence de l'éclairage et en les amplifiant par les techniques électroniques courantes, on peut mettre en évidence suivant la cellule où on recueille le potentiel, trois types différents de réponse: le type on, où la réponse est constituée de décharges répétées qui durent tant qu'on éclaire et s'arrêtent quand la lumière s'éteint; le type off où il ne se produit rien pendant l'éclairage et où l'arrêt de la lumière engendre une volée de réponses qui peut à peu se ralentit et s'arrête; enfin le type on-off, où la réponse ne se manifeste qu'au début de l'éclairage et à son extinction .

Chez les céphalopodes, on a pu récemment préciser les mécanismes du message nerveux, consécutif à l'absorption de photons par la rhodopsine . Les yeux de ces animaux se présentent favorablement pour cette analyse, car ils sont composés d'un ensemble de rhadomes identiques, dont les cellules visuelles se terminent par des axones qui les relient directement aux lobes optiques du cerveau. Si l'on enfonce deux microélectrodes dans des cellules visuelles voisines, on constate que la région éclairée par un point lumineux très localisé devient négative, ce potentiel augmentant avec l'intensité de la lumière; c'est ce qu'on appelle un potentiel S; il résulte semble-t-il, d'une variation de perméabilité de la membrane de la cellule éclairée, d'où une dépolarisation par suite du départ des ions de la cellule .

C'est l'ommatidie de l'oeil comosé de Limulus qui a été la plus étudiée parmi les invertébrés : elle contient de IO à 20 rétinules en contact avec une cellule excentrique . Il est probable que les cellules de rétinule sont le siège d'un potentiel S, tandis que la cellule excentrique engendre un potentiel d'action .

Chez les insectes par contre il n'ya pas de cellule excentrique et les cellules visuelles ont une synapse . Les phénomènes sont analogues ceux de Limulus, mais la forme de l'onde du potentiel S présente un maximum initial marqué.

Ainsi, les caratères généraux de l'électrorétinogramme des invertébrés montrent qu'il existe à travers l'échelle animale une constante bioélectrique dont les aspects se modifient à travers les espèces .

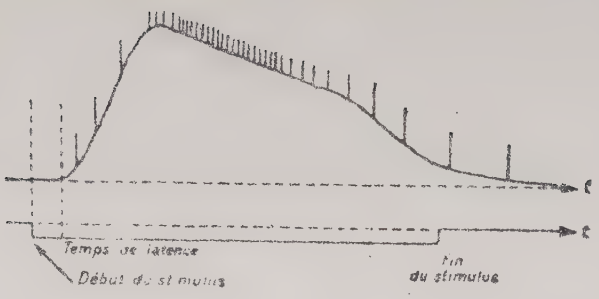


Fig I : ERG de l'omnatidie de LIMULUS

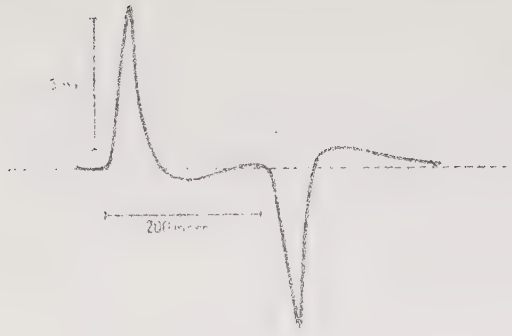


Fig 2 : ERG de Calliphora

(d'après AUTRUM)

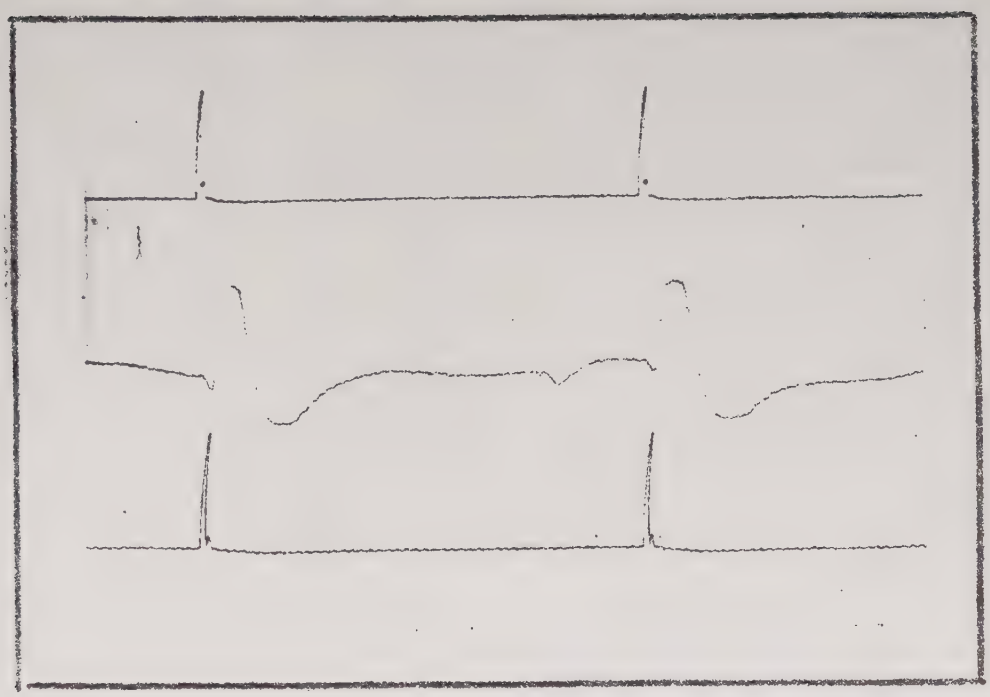


Fig 3 : E.R.G. d'un sujet normal en lumière blanche; oeil adapté , fréquence de stimulation I éclair / se conde

(comm uniqué par le Pr. Boyer)

Les figures I et 2 représentent respectivement l'ERG de l'ommatidie de Limulus et celui de Calliphora erythrocephala . Le premier se réduit à une grande onde de dépolarisation qui suit l'installation du stimulus lumineux après un certain temps de latence ; de nombreux spikes se greffent sur cette onde de dépolarisation . Le duxième est caractérisé par une onde diphasique : au début de l'illumination, un important on-effect positif se manifeste, puis au cours de l'illumination, le potentiel disparaît ou devient négatif . L'arrêt du stimulus est suivi d'un off-effect négatif .

Chez Androctonus australis nous obtenons quant à nous des tracés nettement polyphasiques du moins pour l'oeil médian et il ne nous semble pas qu'on puisse affirmer avec Muller--Limmroth(I959) que " la polyphasie est un phénomène caractéristique de l'oeil des Vertébrés .

L'ERG des Vertébrés est cependant beaucoup plus complexe . La rétine est là un véritable centre nerveux et la réponse électrique met en jeu non seulement les récepteurs mais toutes les couches cellulaires . La figure 3 montre à titre d'illustration l'ERG d'un homme normal .

Afin de pouvoir comparer nos résultats et "employer le même langage " que les autres auteurs, nous allons décrire maintenant un tracé ERG type (figure 4) , comprenat tous les accidents que l'on retrouve habituellement chez les invertébrés que chez les vertébrés . L'ERG de l'oeil médian chez le Scorpion Androctonus australis se rapproche beaucoup de ce schéma et comprend au moins trois de ces accidents .

Après un temps de latence ou non, on voit apparaître une onde négative, l'onde a, rapidement suivie d'une onde b de

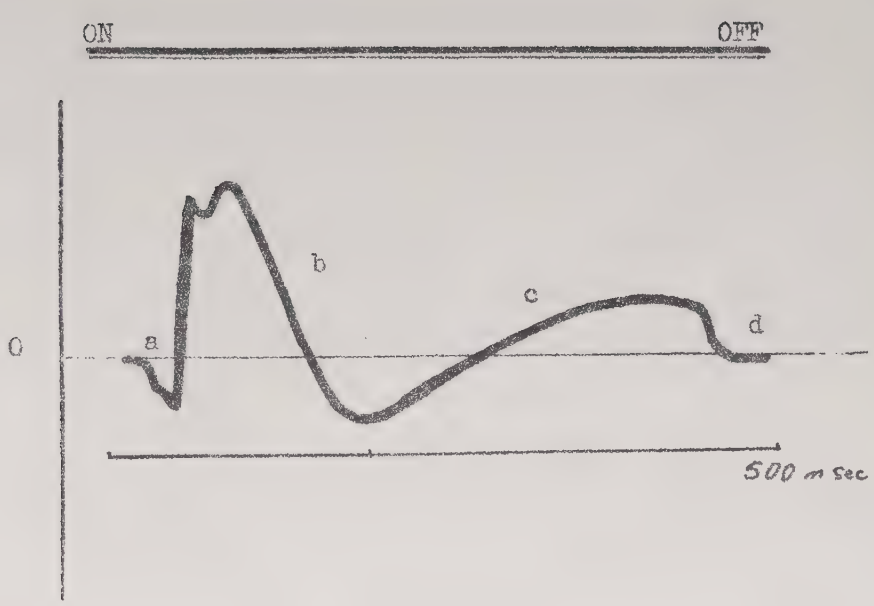


Fig 4 :Représentation schématique d'un électrorétinogramme avec toutes ses composantes . (d'après Jayle)

grande amplitude positive, rapide, notée b, suivie d'une onde lente, notée c qui dure autant que l'éclairement . A la fin du stimulus on voit apparaître un nouvel accroissement de posivité, l'onde d ou off-effect .

Le schéma qui s'imprime sur l'ERG, comme dans le cas de l'électrocardiogramme, est une onde complexe due aux effets associés ou même contradictoires de plusieurs composantes et on a cherché à les dissocier .

Pendant longtemps, à la suite des travaux de PIPER puis d'ADRIAN, on a admis que des trois ondes successives a, b, c, c'était a qui était responsable à la fois de l'onde a négative et de l'off-effect .

Cette conception classique de l'ERG a été remise en question par GRANIT . Ce dernier a étudié les variations de l'ERG lors de l'anesthésie générale . Il a pu ainsi isoler trois composantes PI, P2 et P3 ainsi appelées dans l'ordre de leur disparition sous l'influence de la narcose .

La figure 5 montre l'analyse formelle de l'ERG proposée par GRANIT et à laquelle se reportent toujours les auteurs modernes .

Nous avons repris quant à nous son expérience avec différentes drogues sur le Scorpion Androctonus australis . Nous exposerons plus loin nos résultats .

* *
*

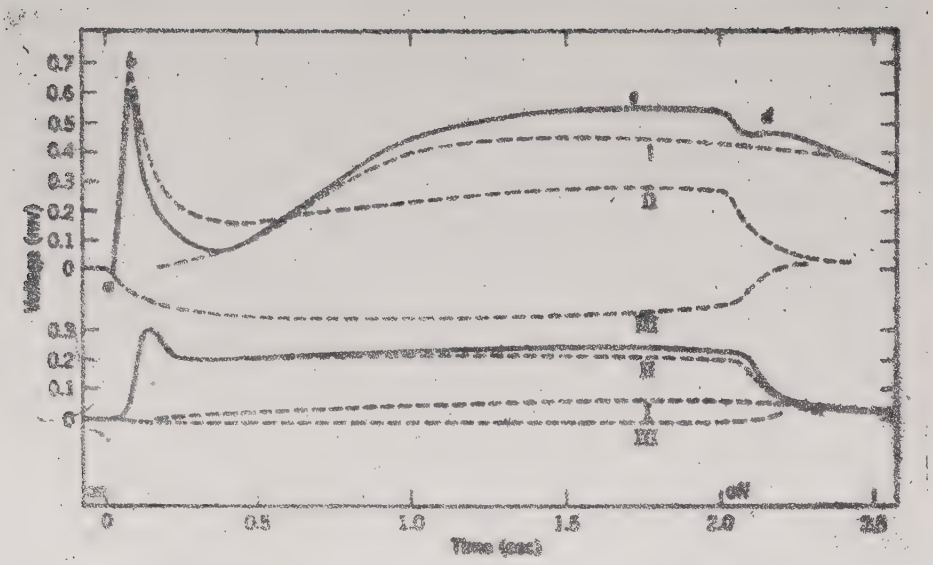


Fig 5 : Figure semi-schématique montrant la décomposition du tracé en ses trois composantes . (D'après GRANIT, 1933)

C H A P I T R E II

A P P A R E I L L A G E , T E C H N I Q U E E T M E T H O D E

* * *

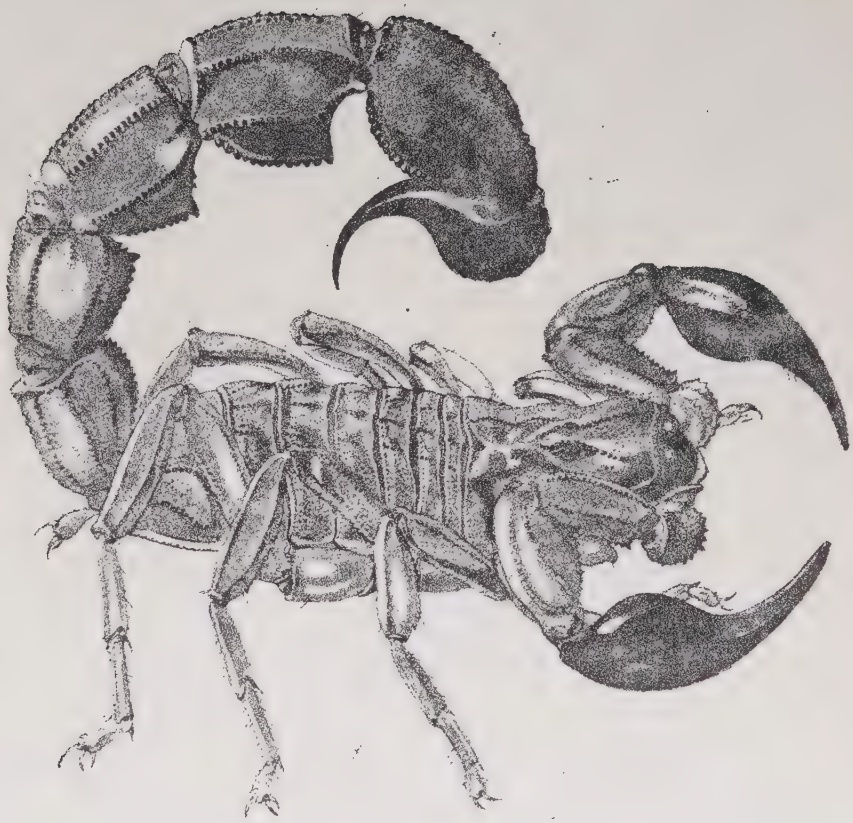


Fig 6 : ANDROCTONUS AUSTRALIS L. adulte

Nous abordons maintenant l'étude expérimentale proprement dite et nous envisagerons successivement l'étude de :

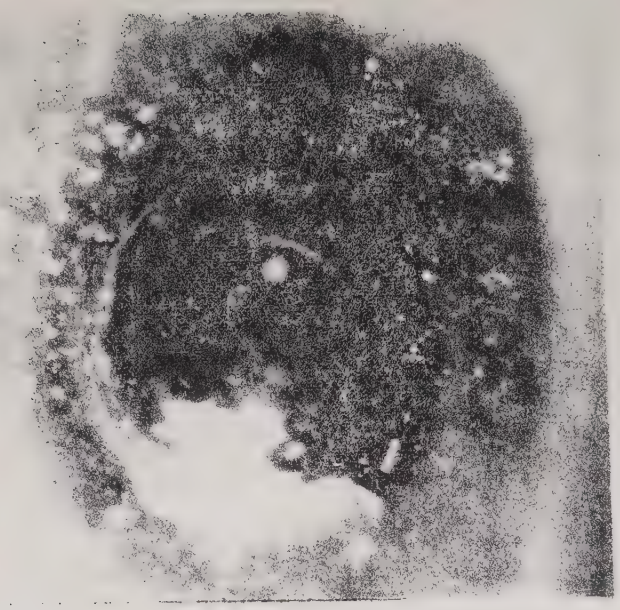
- la dioptrique oculaire du Scorpion Androctonus australis
- l'appareillage
- le protocole expérimental .

LE SCORPION A N D R O C T O N U S australis :

ANDROCTONUS australis vit en Afrique du Nord, dans la région des hauts plateaux Algériens et Tunisiens . Il appartient à la classe des Arachnides, c'est à dire à celle des Arthropodes porteurs de chélicères (ou chélicérates) , et non d'antennes .

La forme générale des Scorpions est bien connue (figure 6): une partie antérieure d'un ovale allongé, le corps, est suivie d'une partie postérieure étroite, que le commun des mortels appellera toujours une queue malgré les hauts cris que poussent les spécialistes . Désignons maintenant les choses par leur nom savant . La partie antérieure, ovale, est constituée, d'avant en arrière, par un céphalothorax d'une seule pièce et par un préabdomen formé de sept anneaux articulés entre eux . Quant à la "queue " , c'est le post abdomen, ensemble de six anneaux étroits, dont le dernier est un crochet venimeux .

Les organes oculaires qui nous intéressent ici, sont représentés par des yeux simples ou ocelles, les uns médians les autres latéraux ; Les yeux médians (figure 7) , au nombre d'une paire, sont situés sur une petite éminence médio-dorsale du prosome. Les yeux latéraux (figure 8) , forment de chaque côté du prosome un petit groupe comprenant de 2 à 5 ocelles .



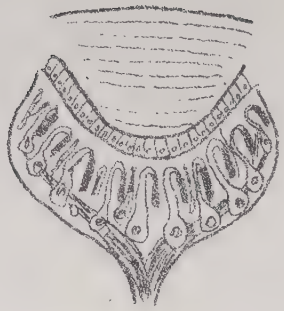
L'étude histologique au microscope optique en est très ancienne (I2) . D'aprèsVERSLUYS et DEMOLL, l'oeil médian aurait un cristallin, un corps vitré, une rétine et une post rétine pigmentaire. Les cellules visuelles seraient tournées vers la lumière avec leur extrémité distale repliée sur elle même; elles seraient groupées par 5 en rétinules entourant chacune un rhabdone à cinq branches; elles seraient entourées de cellules pigmentaires . Les yeux latéraux auraient la même structure mais pas de corps vitré . (figure 9)

Cependant les premières observations faites par Monsieur CARRICABURU ne semblent pas confirmer cette étude et en particulier il n'y aurait pas de corps vitré . Nous avons entrepris par ailleurs une étude de la structure au microscope électronique que nous pensons pouvoir publier prochainement .

Quoiqu' il en soit, ces ocelles ont un champ étendu, mais les images enregistrées par les rétines, trop petites, ne permettent que des perceptions grossières . D'ailleurs les Scorpions sont des animaux nocturnes dans le comportement desquels les impressions visuelles ne jouent qu'un très faible rôle .

Dans un travail très récent (8) P.CARRICABURU vient d'en étudier la dioptrique oculaire, inconnue à ce jour, et ses résultats viennent confirmer cette hypothèse .

Cet auteur détermine les éléments optiqués caractéristiques de chacun des deux types d'yeux (focales, position des foyers, des plans principaux et des points nodaux) et étudie la structure optique, plu particulièrement en ce qui concerne les indices de réfraction et la biréfringence .



Oeil central

Oeil latéral

Fig 9 .

(d'après Vereluys et Demoll)

Il détermine tout d'abord les caractéristiques dioptriques des yeux médians et propose un oeil schématique (figure IO) . Cet oeil a une puissance de 3 030 d . Puis les yeux étant inclus dans de la celloïdine et coupés au microtome, il mesure par interférométrie les indices de réfraction . Il montre ainsi que les yeux médians possèdent un noyau à fort indice, ce qui n'est pas le cas des yeux latéraux .

Les indices sont compris entre I,522 et I,546 pour les yeux médians et I,520 et I,534 pour les yeux latéraux . Il obserce enfin une très importante hyperopie des yeux médians .

Ainsi les yeux médians avec leur dioptrique relativement bonne auraient peut être un rôle de perception d'images, les yeux latéraux servant plutôt à l'appréciation des luminosités . Les profondes différences séparant les électrorétinogrammes des dux types d'yeux que nous verrons plus loin confirmeront cette hypothèse .

* *
*

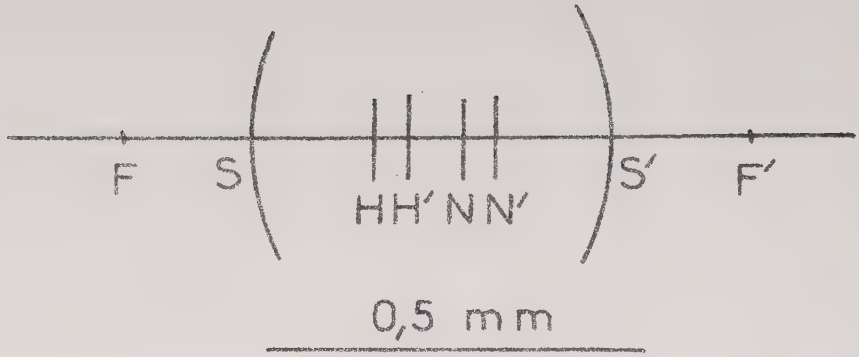


Fig I0 : Oeil schématique. F : foyer-objet. S : sommet antérieur
S' : sommet postérieur. H et H' : points principaux .
N et N' : points nodaux .

Puissance D = 3 030 δ
Distance focale objet f = - 333 µm
Distance focale image f'= 450 µm
Abcisse du foyer-objet $\overline{SF}$ = - I70 µm
Abcisse du foyer-image $\overline{SF'}$= 655 µm
Abcisse du plan principal objet $\overline{SH}$ = I63 µm
Abcisse du plan principal image $\overline{SH'}$= 205 µm

L ' A P P A R E I L L A G E

L'appareillage comprend :

- une source lumineuse de stimulation
- les électrodes
- un amplificateur
- un système d'enregistrement .

I. La source de stimulation :

La lumiére de stimulation est fournie selon le type d'expérience par :

- un flash électronique .
- une lampe de microscope à filament de tungstène (45 W) alimentée par une tension continue de 6 V . Un rhéostat permet de faire varier éventuellement l'intensité .
- une lampe à iode .

Le faisceau lumineux est concentré par une loupe sur un miroir . Le faisceau réfléchi est ensuite dirigé sur la préparation .

2. Les électrodes :

Les électrodes sont au nombre de deux, l'une oculaire et l'autre extra oculaire .

L'électrode oculaire ou électrode de mesure est un fil d'acier éfilé par électrolyse, monté sur un micromanipulateur et connecté à l'entrée du préamplificateur .

L'électrode extra oculaire est une plaque d'alluminium placée sous le scorpion . Un fil d'argent soudé à cette plaque est connecté à l'entrée du préamplificateur . La plaque sera donc l'électrode indifférente de grande surface et de faible résistance .

3. L'amplificateur :

Les différences de potentiel recueillies par les électrodes sont très faibles (de l'ordre du millivolt) et ne peuvent actionner directement les inscripteurs. Il est donc nécessaire d'amplifier ces différences de potentiel .

L' amplificateur utilisé a été conçu et réalisé par le Professeur P. CARRICABURU et constitue l'élément principal de notre appareillage . Nous en donnons la description ci-dessous (4) .

Les éléments de base en sont les amplificateurs opérationnels de marque PHILBRICK au nombre de deux . L'entrée est connectée à l'amplificateur P 25 A . La tension amplifiée par le P 25 A est envoyée au booster P 5 dont le rôle est d'adapter l'impédance de l'appareil à l'impédance de l'enregistreur . Un circuit de contre-réaction, constitué par le contracteur C 2 et des résistances R 9 à R I5, permet d'appliquer sur l'entrée de P 25 A une partie de la tension de sortie . Cette tension est appliquée sur la borne marquée - du P 25 A , de façon à bien avoir une inversion de phase .

La borne de sortie, marquée " out " , du booster est connectée au potentiomètre à interrupteur P 5 I 5, qui sert à régler la sensibilité de l'enregistreur . Un inverseur I 6 permet de réunir la sortie de l'appareil soit au milliampèremètre de réglage, soit à l'enregistreur .

Le pont constitué par les résistances R 4 et les potentiomètres P 3 et P 4, sert à injecter la tension compensatrice . Il est alimenté par la pile B et peut être mis en circuit par l'interrupteur i 2 . Il permet d'appliquer toute tension continue réglable entre - 700 et + 700 mV . Un premier réglage

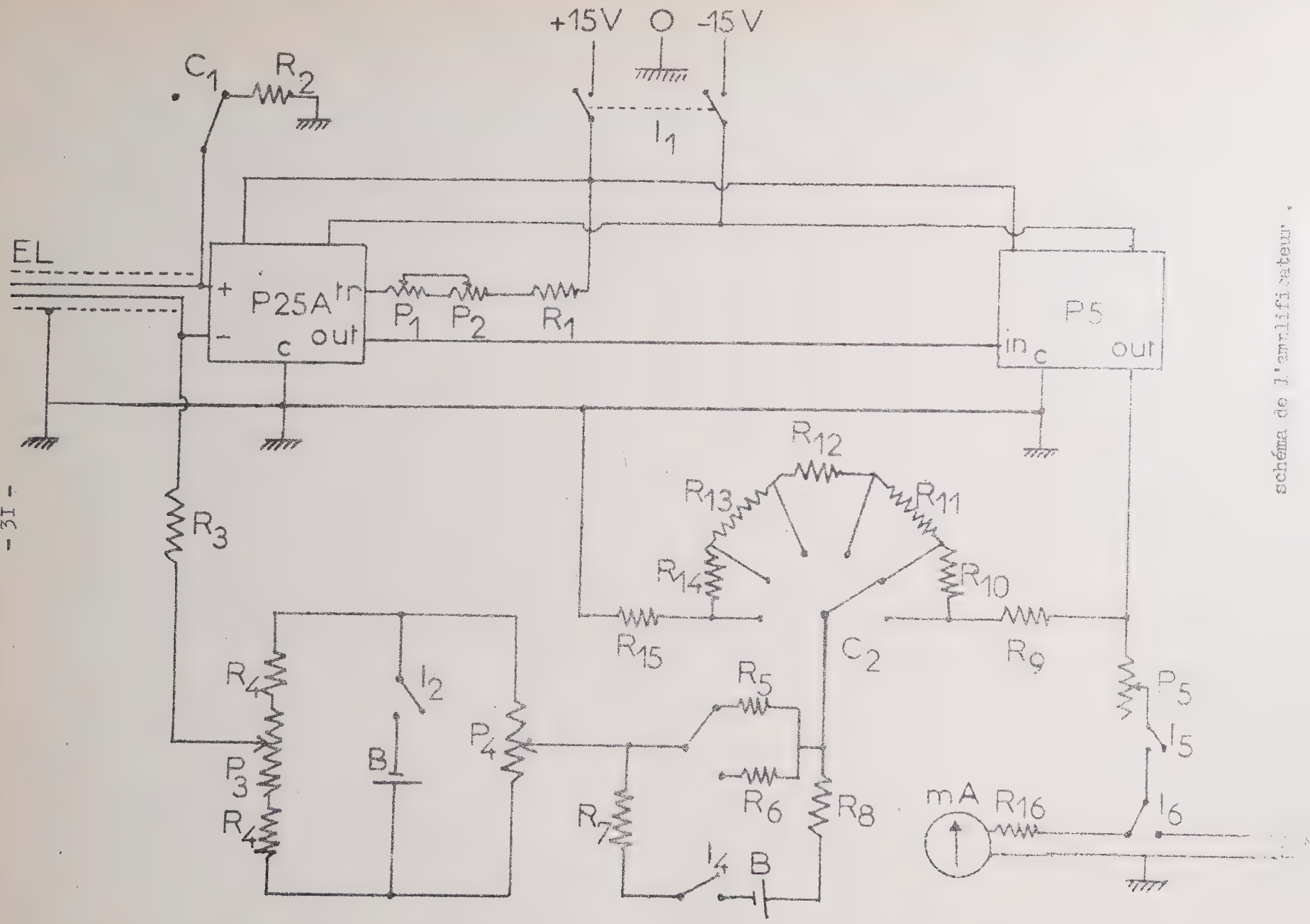


schéma de l'amplificateur

par le potentiomètre P 4 permet une première approximation, et le réglage exact se fait par le potentiomètre P 3 .

Le circuit constitué par les résistances R5, R6, R7 et R8 permet d'appliquer une tension continue et sert donc à déterminer la valeur des tensions enregistréss. Le bouton pressoir I 4 est normalement ouvert et ne reste fermé que tant qu'on appuie dessus .

L'ensemble des porentiomètres P I et P2 et de la résistance fixe R I sert à régler l'équilibre de l'amplificateur P 25 A . L' entrée de l'appareil n'étant pas connectée, on règle P I te P 2 jusqu' à ce que la sortie fournisse une tension nulle .

L' alimentation est fournie par des piles de I,5 V mises en série pour avoir deux fois I5 V . Un interrupteur double i I permet la mise en circuit de l'ensemble .

4. Les inscripteurs :

Dans notre appareillage, l'enregistreur est un oscillographe à aimant mobile type E 60I, de marque A.C.B., monté dans un enregistreur photographique à inscription directe A.300 de même marque . Les tracers des spots s'inscrivent sur une émulsion spéciale à noircissement direct . Le papier Kodak est ensuite fixé à l'aide du stabilisateur Kodak PS 837 .

* *

*

LE PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Les Scorpions nous ont été fournis par l'institut Pasteur d' Alger . Nous les conservons au laboratoire en terranium où ils sont nourris de grillons vivants à volonté . Pour l'expé--rimentation, le Scorpion est paralysé au moyen d'une injection intra-cardiaque de 0,25 ml de Flaxédil (Spécia) . La paralysie est pratiquement totale au bout de quelques minutes et dure généralement vingt quatre heures. Le Scorpion semble bien supporter la drogue et reprend rapidement une existence normale. L'animal paralysé est placé sur un support ad hoc, en chlorure de polyvinyle . Il repose sur une feuille d'acier inoxydable connectée à l'une des entrées de l'amplificateur . :
Le contact entre le corps de l'animal et la plaque d'acier d'une part, entre la cornée et le fil d'acier d'autre part, est amélioré par une mince couche de pommade conductrice pour électrocardiographie . L'animal est isolé de la masse .

L'ensemble de l'animal, de la lampe, de l'amplificateur est palcé dans une cage de Faraday mise à la masse . (Fig II)

* *

*

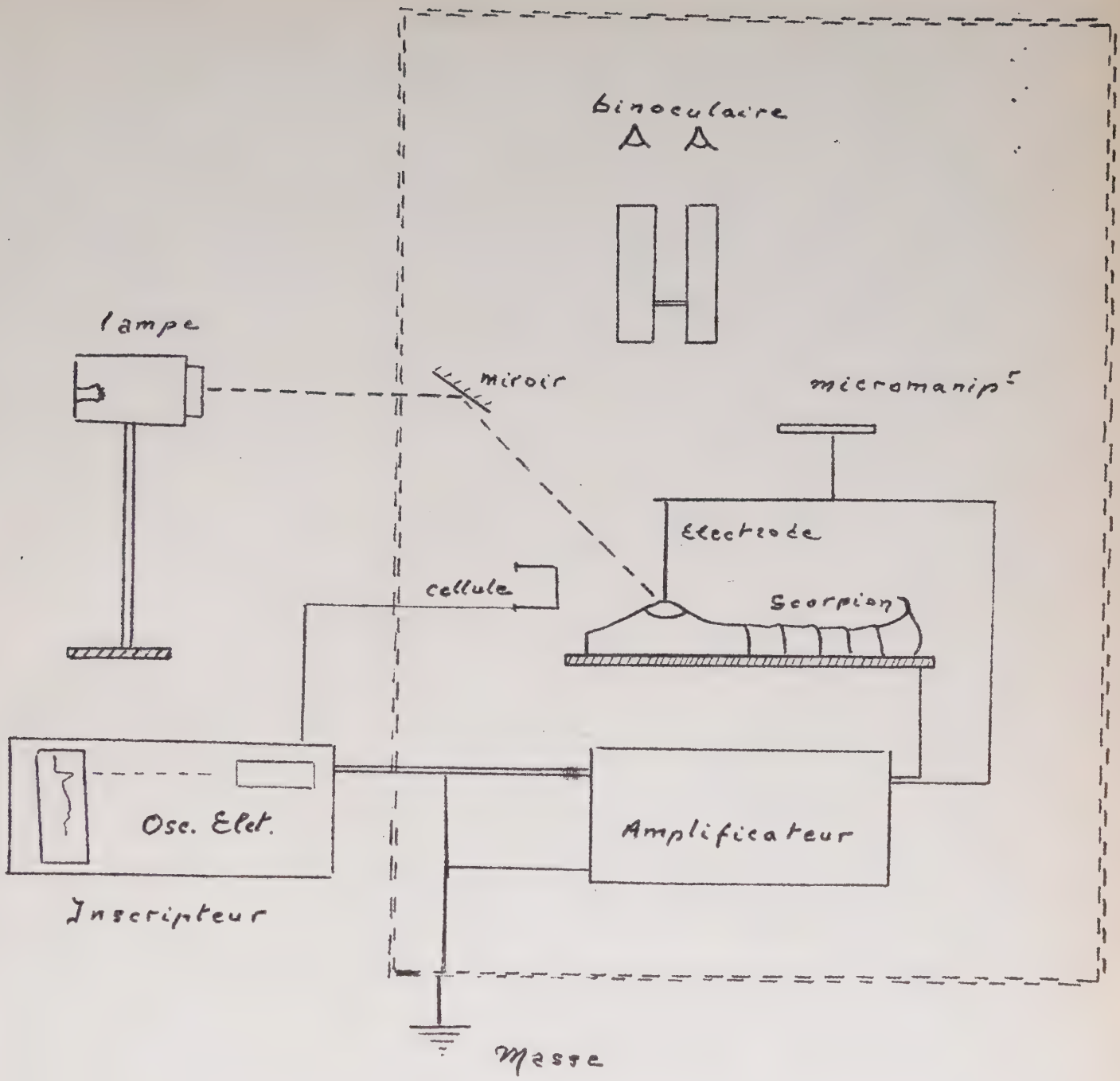


Fig II : Schéma du montage expérimental .

C H A P I T R E III

Nous avons étudié l'électrorétinogramme en fonction de différents paramètres, chaque fois successivement pour l'oeil médian et l'oeil latéral . le protocole expérimental est celui précédemment décrit, mis à part certaines variantes qui seront exposées avec chaque cas .

E R G en réponse à stimulus bref et isolé

Les éclairs sont fournis par un flash électronique placé hors de la cage . C'est là l'expérience princeps (6) qui nous permit de constater que pour des eclairs brefs, l' ERG montre des différences marquées selon le type d'oeil étudié.

La figure 12 montre l' ERG d'un oeil médian bien adapté . Il est diphasique avec une première onde négative (en haut) suivie d'une seconde onde positive (en bas sur la figure) .

La figure 13 montre l' ERG d'un oeil latéral bien adapté . Ici on notera l'onde négative d'amplitude du même ordre que l'oeil médian, mais de durée plus longue, suivie d'une onde positive peu marquée . L'ensemble de l'onde latérale est de plus longue durée que l'ensemble de l'onde centrale .

L' adaptation par ailleurs modifie cet aspect : l'oeil non adapté donne un ERG de même forme mais d'amplitude de beaucoup plus faible .

Ainsi l' ERG diffère fondamentalement selon que l'on s'adresse aux yeux médians ou latéraux . Le scorpion Androctonus australis se comporte donc différemment des autres chélicérates étudiés.

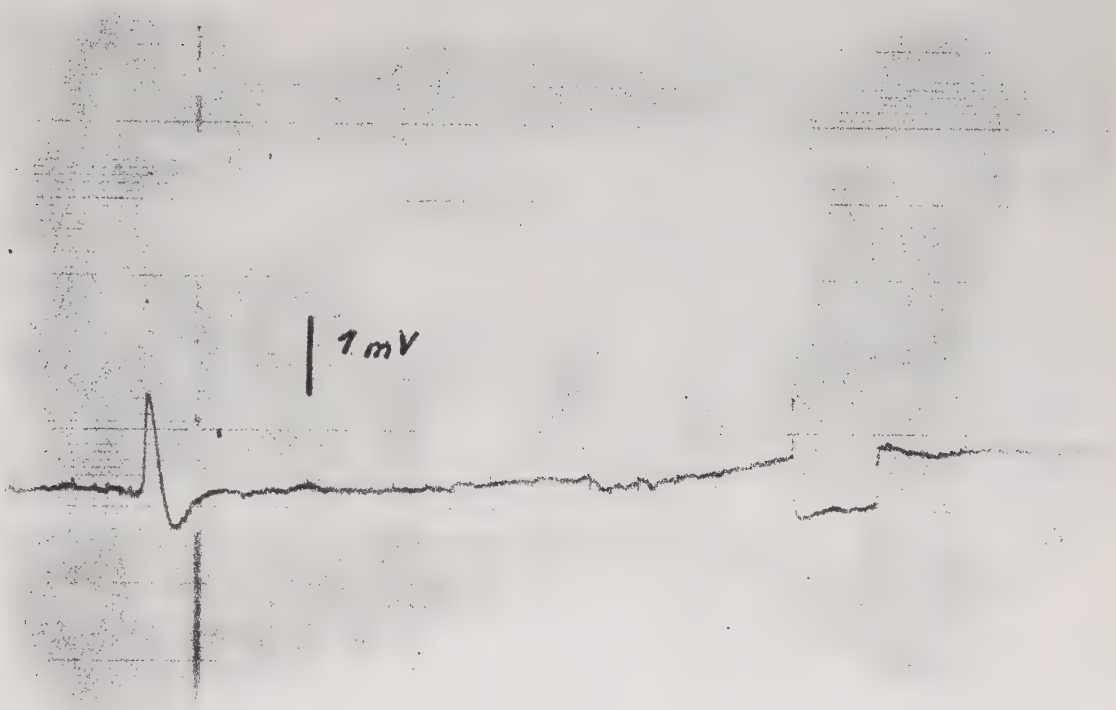


Fig I2 : <u>Electrorétinogramme de l'oeil médian</u>
Eclair blanc, bref et isolé .
Durée du stimulus 0,5 sec.

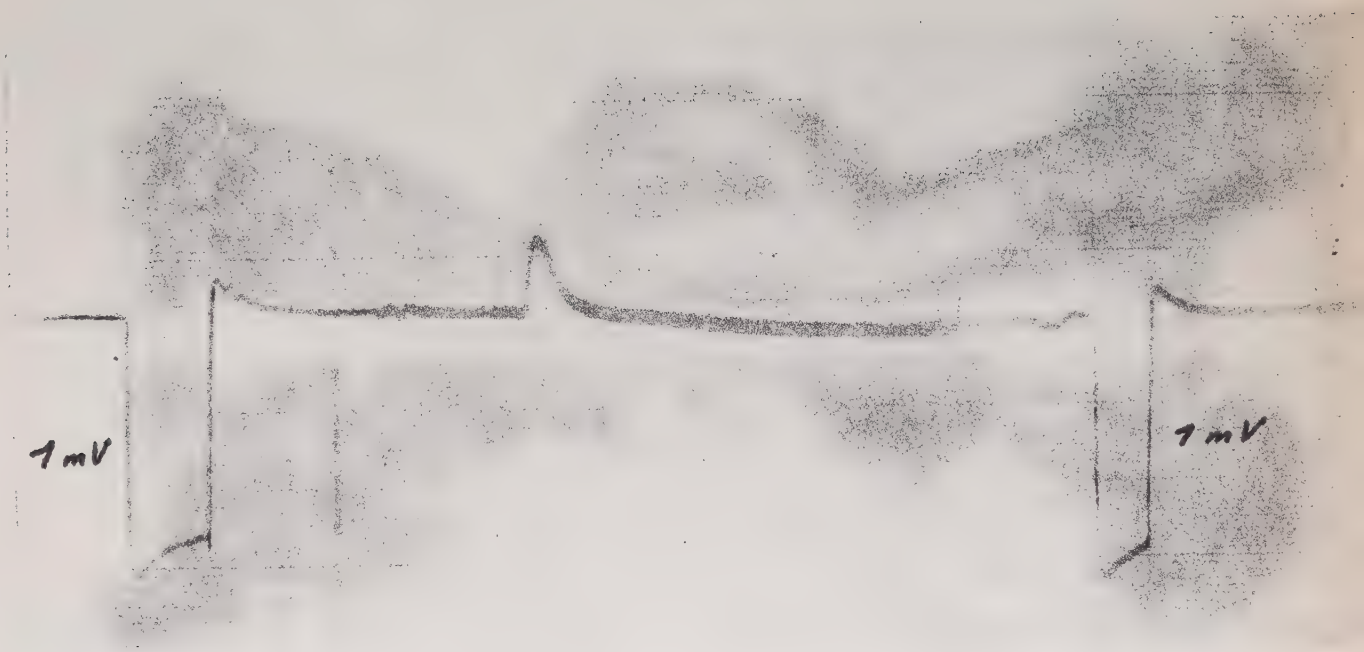


Fig I3 : <u>Electrorétinogramme de l'oeil latéral</u>

Eclair blanc, bref et isolé .

(remarquer de part et d'autre de l'ERG l'impulsion donnée par I millivolt)

En effet, pour Magni et Strata (20) , l'araignée Lycosa tarentula fournit, en réponse à des éclairs brefs, des ERG identiques pour ses deux types d'yeux . Ce n'est que pour des éclairs d'une durée supérieure qu'apparaissent des différences .

E R G en réponse à un éclairement de longue durée

Le dispositif d'éclairage est ici constitué d'une lampe de microscope équipée d'une ampoule 6 V, 30 W, survoltée à 8 V . Au moyen d'une lentille, l'image réelle du filament de la lampe est formée sur l'oeil . On obtient ainsi un éclairement de l'ordre de 8 000 Lux . Un obturateur très simplement constitué d'un carton opaque tenu à la main permet des temps d'éclairement convenables . Une photorésistance au sulfure de cadmium placée près de l'animal, et convenablement connectée à un second oscillographe permet d'enregistrer les durées d'éclairement de l'oeil .

Les éclairs longs présentent un très grand intérêt et permettent d'isoler, au délà de l'onn effect en réponse à l'installation du stimulus, le potentiel d'action survenant à la fin de la stimulation ou " off-effect " . L'un et l'autre de ces potentiels sont séparés par un plateau .

Cet off-effect n'est mis en évidence que si la durée des éclairs est supérieure à 4 secondes . Cependant il est admis actuellement que l'off-effect est toujours présent sur un tracé quelle que soit la durée de l'éclair, mais, pour les stimuli de courte durée, l'off-effect se superpose à l'on-effect sans qu'il soit possible de dire ce qui revient à l'un ou l'autre de ces potentiels.

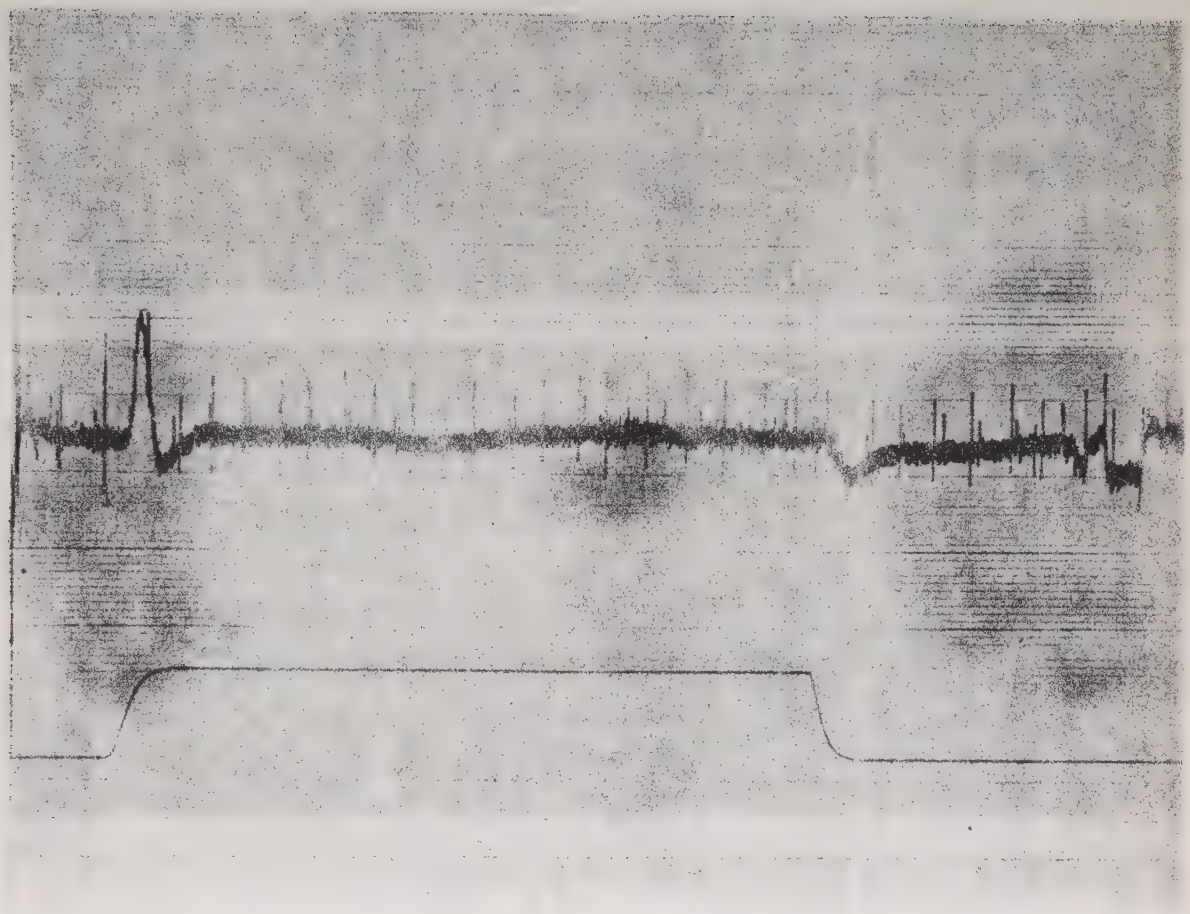


Fig I4 : E R G de l'oeil central en réponse
à un stimulus de longue durée : 5 sec

En bas : réponse de la cellule et base des temps

La figure 14 montre l'ERG d'un oeil médian (courbe du haut) accompagné de la réponse de la cellule . Notons la lenteur de la réponse de la photorésistance : l'établissement et la cessation de l'éclairement sont en réalité très brefs . L' ERG est bien caractéristique. On observe une onde négative suivie immédiatement d'une onde positive . Puis un plateau négatif dure autant que l'éclairement . La fin de l'éclairement se manifeste par une onde positive . Les brèves ondes diphasiques survenant à intervalles réguliers sont dues au coeur .

La figure 15 montre l' ERG d'un oeil latéral . Il est très différent de l'oeil médian . Il se compose d'une première onde négative plus lente . Il n'y a pas de plateau et la fin de l'éclairement se marque par un off-effect .

Ainsi l'étude de l'ERG du scorpion Androctonus australis montre l'apparition d'un potentiel visuel évoqué par la lumière pour l'oeil médian et l'oeil latéral . Ces variations de potentiel sont modifiées en fonction de l'adaptation et de la durée du stimulus .

L'ERG varie aussi en fonction de l'éclaairement . Il est d'ailleurs, comme nous le verrons plus loin, complètement modifié par les très forts éclairements obtenus avec une lampe à iode .

* * *

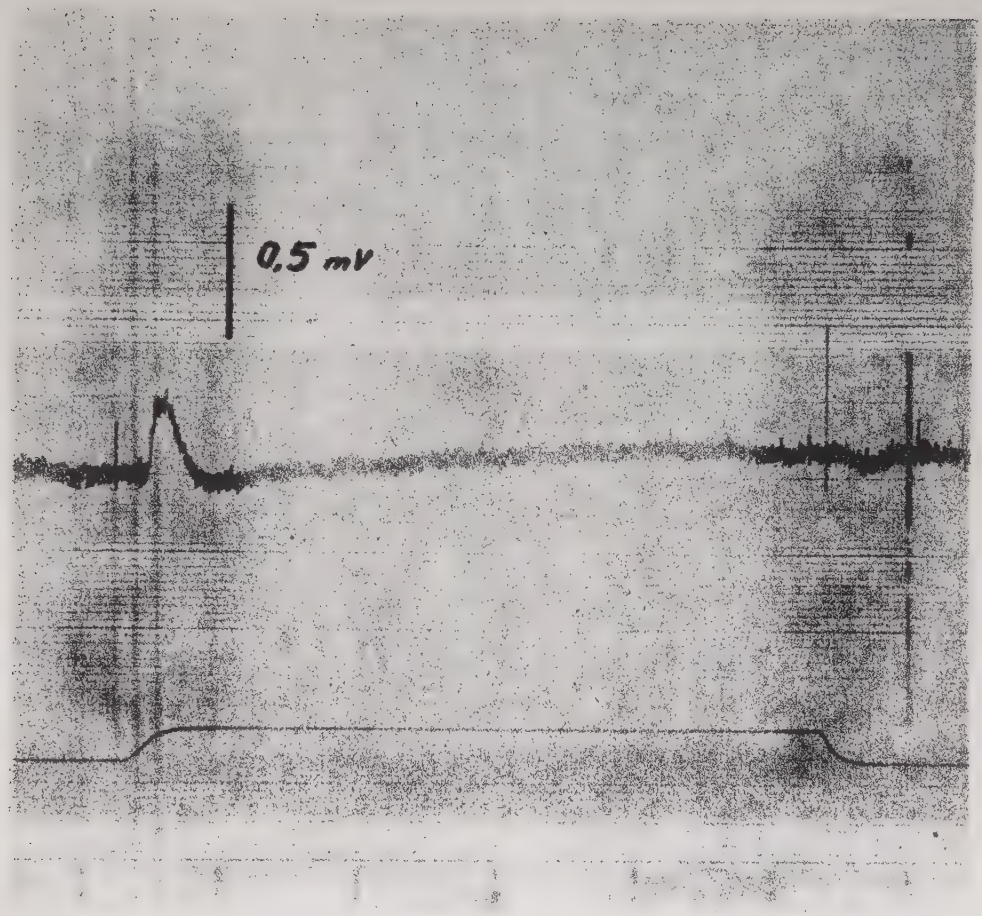


Fig I5 : ERG de l'oeil latéral en réponse à stimulus de longue durée : 5 sec.

E R G en réponse à des éclairs périodiques ou Flicker

Le flicker est un mode de stimulation lumineuse caractérisé par la présentation d'éclairs successifs . On le définit en fonction du nombre d'éclairs produits par seconde .

L'ERG en réponse à une stimulation intermittente se présente sous l'aspect d'une succession d'ondes dont la forme et l'amplitude varient en fonction de la fréquence stimulatrice, des différents autres paramètres de stimulation . Si la fréquence des éclairs continue à augmenter le tracé tend de plus en plus à s'aplatir . L'aplatissement total correspond à la fréquence critique de fusion objective (FCF) . La FCF se chiffre par le nombre d'éclairs par seconde quand il n'est plus possible d'évaluer sur le tracé le nombre de déflexions électrographiques.

Ici, le dispositif excitateur est constitué d'une lentille formant sur un obturateur tournant une image réelle d'une ampoule. Cet obturateur est entraîné par un moteur à vitesse variable . Une duxième lentille forme du filament de la lampe une image définitive sur l'oeil .

Les résultats sont différents selon qu'on s'adresse à l'oeil médian ou à l'oeil latéral .

La figure 16 montre l'ERG de l'oeil médian . Dès le début des éclairs, l'oeil répond par une première onde semblable à celle que l'on obtient avec un éclair unique suivie immédiatement d'ondes synchrone aux éclairs. Si on augmente la fréquence des éclairs, la fréquence des ondes augmente elle aussi, jusqu'à ce que l'on atteigne la fréquence I5 à I8 Hz: alors la réponse de l'oeil cesse brusquement.Cet arrêt de l'ERG est marqué par une flèche sur la figure 18 . On notera aussi

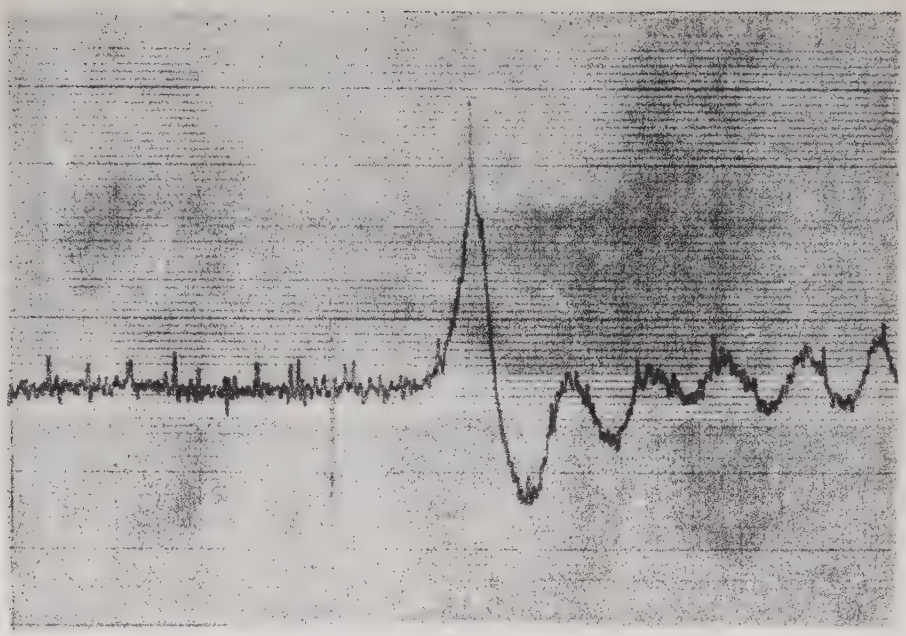


Fig I6 : ERG au Flicker; Oeil médian .
Le premier ERG obtenu est le même qu'en réponse à un stimulus isolé

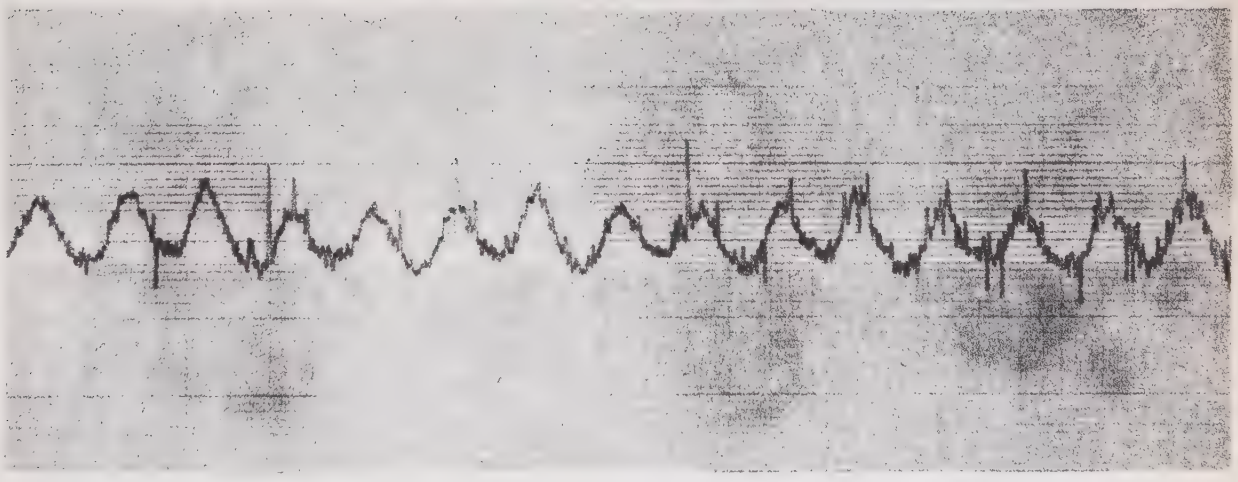


Fig I7 : ERG au flicker . Oeil médian .
Phase du flicker ERG installé ou " steaty stade "

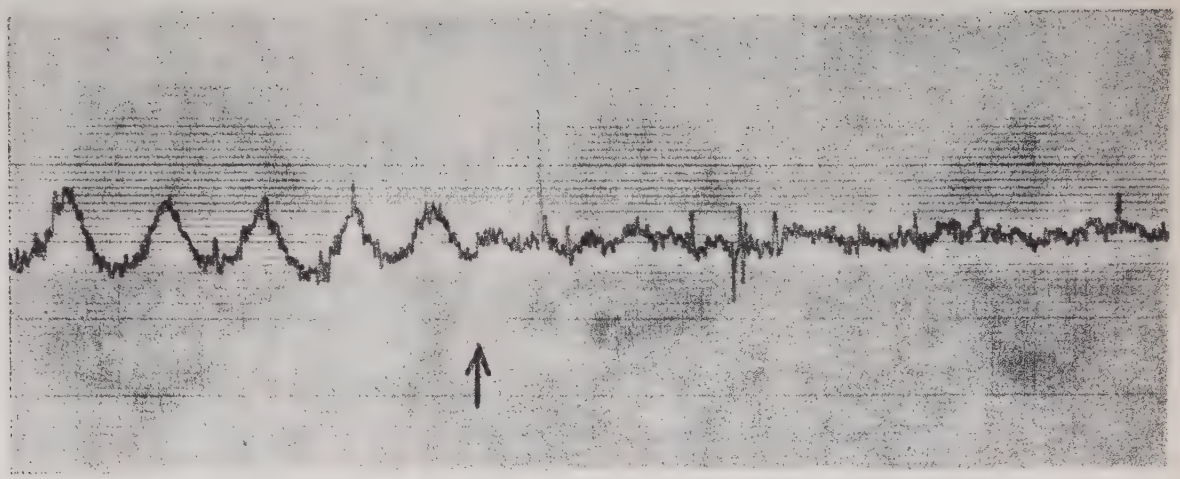


Fig I8 : ERG au flicker . Oeil médian .
Phase terminale : la flèche indique l'extinction de l'ERG qui correspond à la FCF .

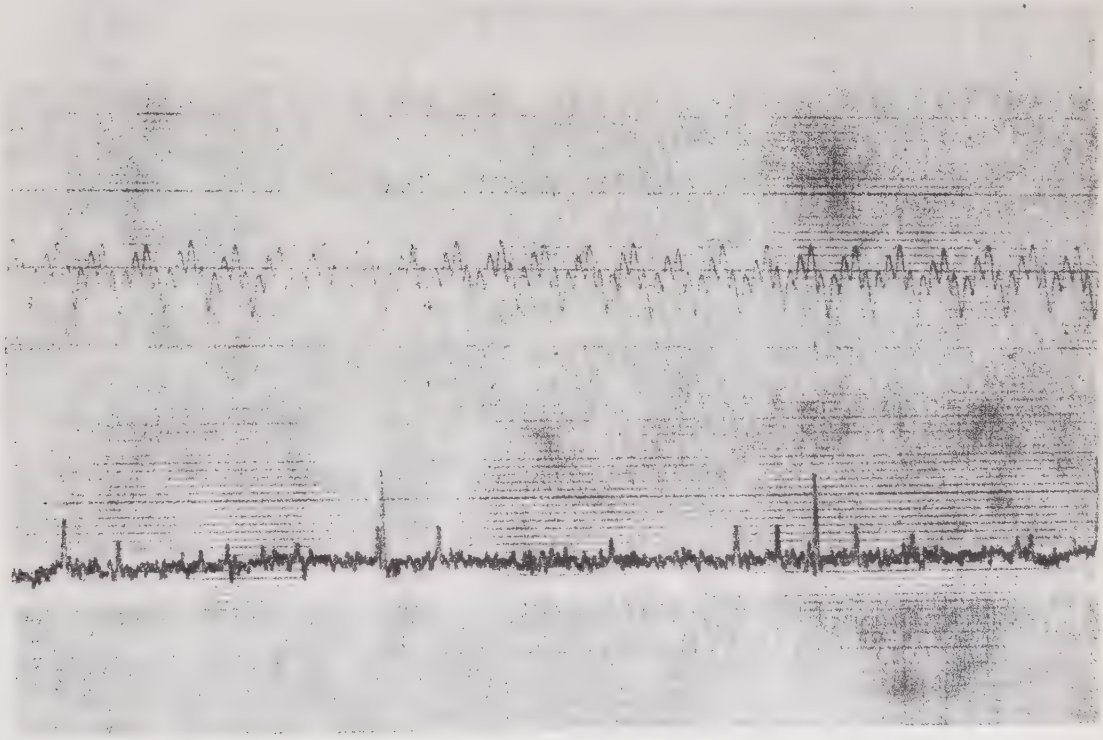


Fig I9 : ERG au flicker . Oeil médian .

que l'amplitude des ondes reste approximativement constante.

La figure 20 montre la réponse de l'oeil latéral . Les différences avec l'oeil médian sautent aux yeux . Dès le début des éclairs, l'oeil répond par une grande onde lente, très différente de l'onde obtenue au moyen d'un éclair bref ou d'un éclairement constant de longue durée . Puis, vers le huitième ou vers le neuvième éclair, apparaît une réponse oscillatoire, synchrone aux éclairs . Si on augmente la fréquence, la fréquence de l'ERG augmente, les deux tracés restant en synchronisme, puis lorsque la fréquence des éclairs atteint 7 à 8 Hz, l'oeil cesse de répondre, ce que nous avons indiqué par une flèche sur la figure 23.

La phase terminale, dans les deux yeux, peut être ou un off-effect si le flicker est interrompu brusquement ou un retour progressif à des ERG du type isolé si la fréquence redevient très lente .

Des différences fondamentales (fig22et 23) distinguent donc le flicker des deux types d'yeux . Tout d'abord l'ERG est immédiantement synchrone aux éclairs et ne montre pas de partie non scintillante (non-flickering part) , tandis que l'oeil latéral ne suit pas immédiatement les éclairs; ensuite la fréquence critique de fusion, qui avec l'éclairement employé, est de I5 à I8 Hz pour l'oeil médian, n'est que de 7 à 8 Hz pour l'oeil latéral .

En tout état de cause d'ailleurs, ces fréquences sont parmi les plus basses que l'on connaisse . Chez l'homme par exemple, l'ERG arrive à suivre jusqu'à 90 Hz (13) ; chez les insectes, on observe des fréquences aussi élevées que 300 Hz (1 et 3) .

Ces résultats confirment les notions acquises par ailleurs sur la vision de Androctonus australis (8) .

* * *

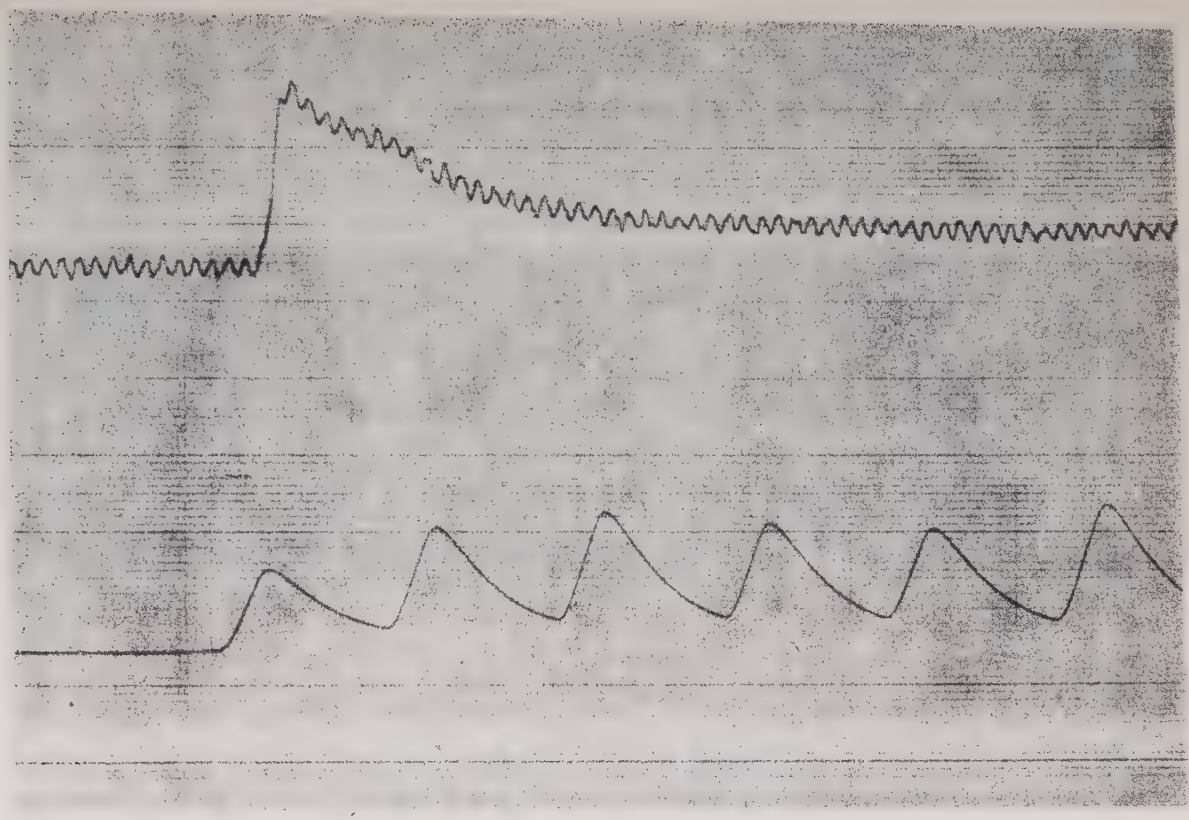
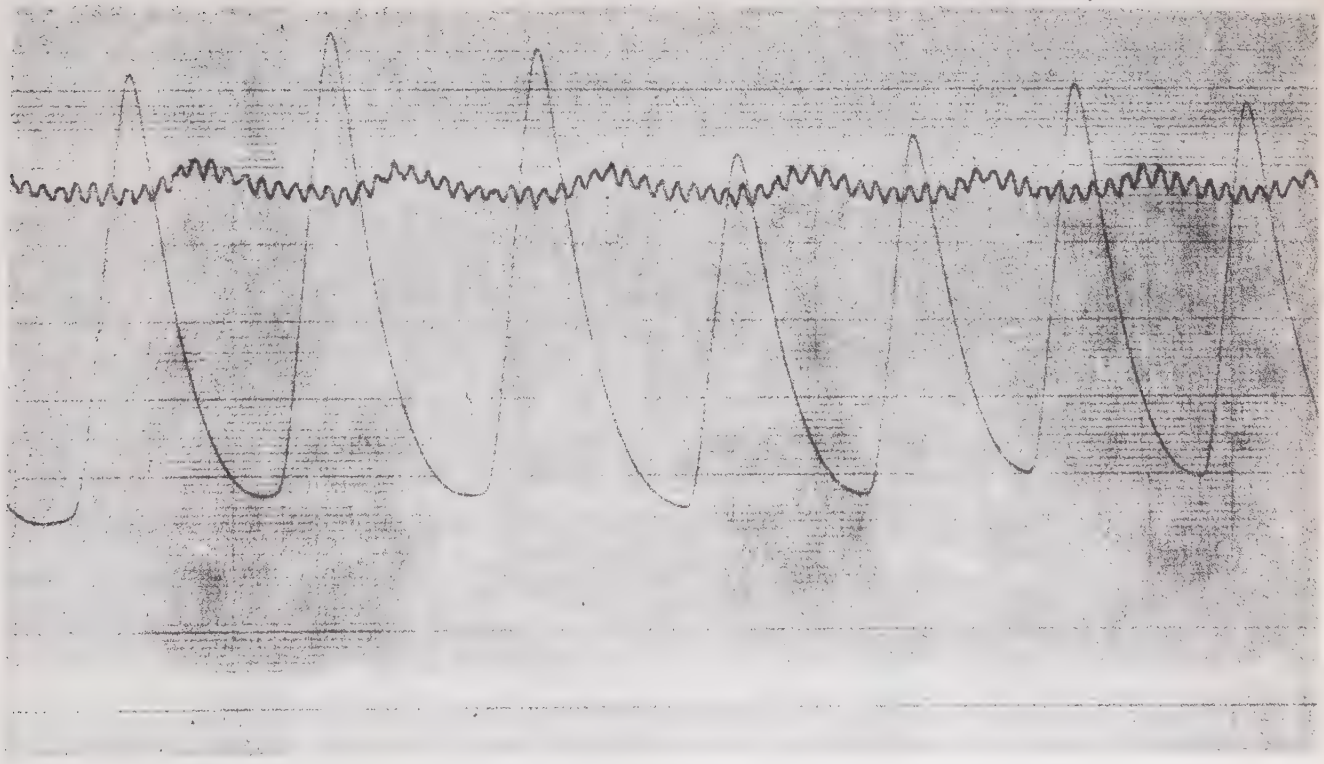


Fig 20 : ERG au flicker . Oeil latéral .
Premier ERG suivi de la " non flickering-part ".



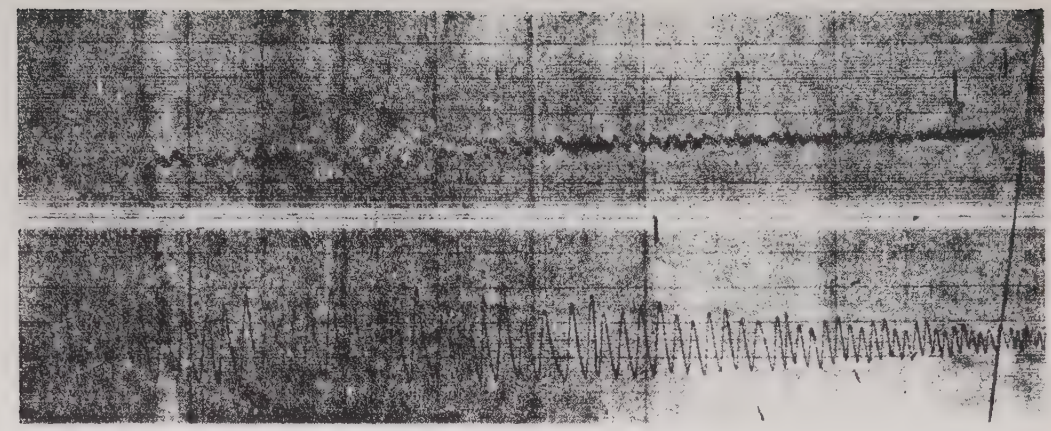


Fig 22 : Oeil médian . ERG au flicker .
Le premier ERG obtenu est le même qu'en réponse à un éclair isolé. A ce premier ERG succède immédiatement un " steady-state ". La flèche indique l'extinction de l'ERG qui correspond à la FCF .

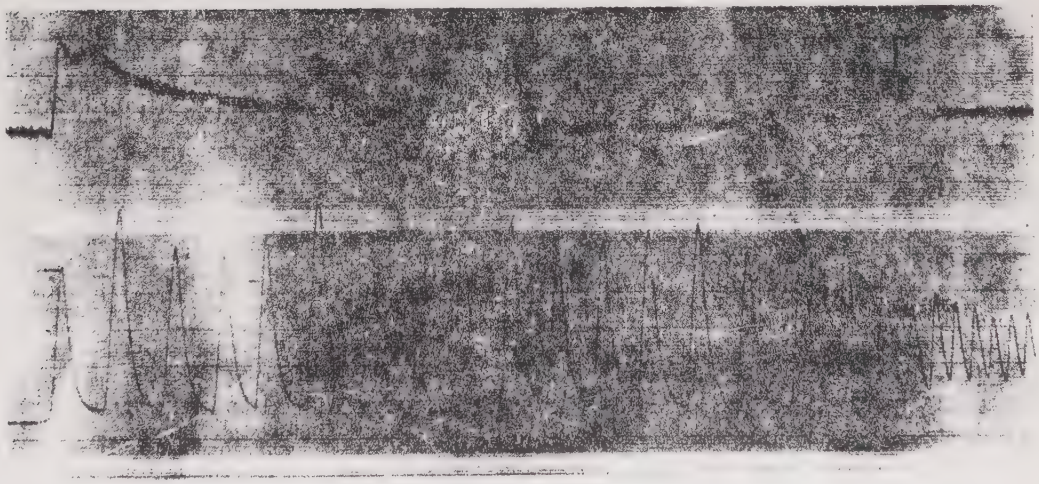


Fig 23 : Oeil latéral . ERG au flicker .
Le premier ERG est suivi d'une phase non scintillante puis le " steady-state " s'installe .
La flèche indique l'extinction de l'ERG qui correspond à la FCF .

INFLUENCE DES VARIATIONS DE L'ECLAIREMENT DE L'OEIL SUR L'ELECTRORETINOGRAMME

Le dispositif d'éclairage est celui précédemment décrit et l'on obtient ainsi un éclairement de l'ordre de 8000 Lux. Nous avons d'autre part réalisé une série de filtres absorbants gris neutres en voilant et développant du film photographique. La densité optique de ces filtres a été mesurée au moyen d'un densitomètre Kodak . Il suffit ainsi de placer l'un de ces filtres sur le trajet du faisceau lumineux pour obtenir les variations de luminance désirées .

Les variations de l'éclairement de l'oeil ont une influence importante sur l'électrorétinogramme . La figure 24 montre les modifications de l'amplitude de la première onde négative de l'oeil latéral en fonction de l'éclairement de l'oeil .

Cette amplitude est une fonction croissante de l'éclairement, mais il est difficile d'expliciter cette fonction . Cette fonction (Fig 25) en,tout cas, n'est certainement une fonction linéaire ni de l'éclairement ni du logarithme de l'éclairement. Il est plus difficile d'étudier les variations des autres ondes dont l'amplitude est toujours plus faible et qui se perdent dans le bruit de fond dès que l'éclairement n'est pas très important .

Avec des éclairements très forts, obtenus seulement avec une lampe à iode, l'amplitude des différentes ondes est plus importante (fig 26 et 27), cependant la courbe de variation ne change pas et garde la même forme que celle décrite précédemment .

Nous reviendrons dans ce qui suit, sur la forme de l'ERG obtenu avec de fortes luminances et sur ses modifications avec l'adaptation .

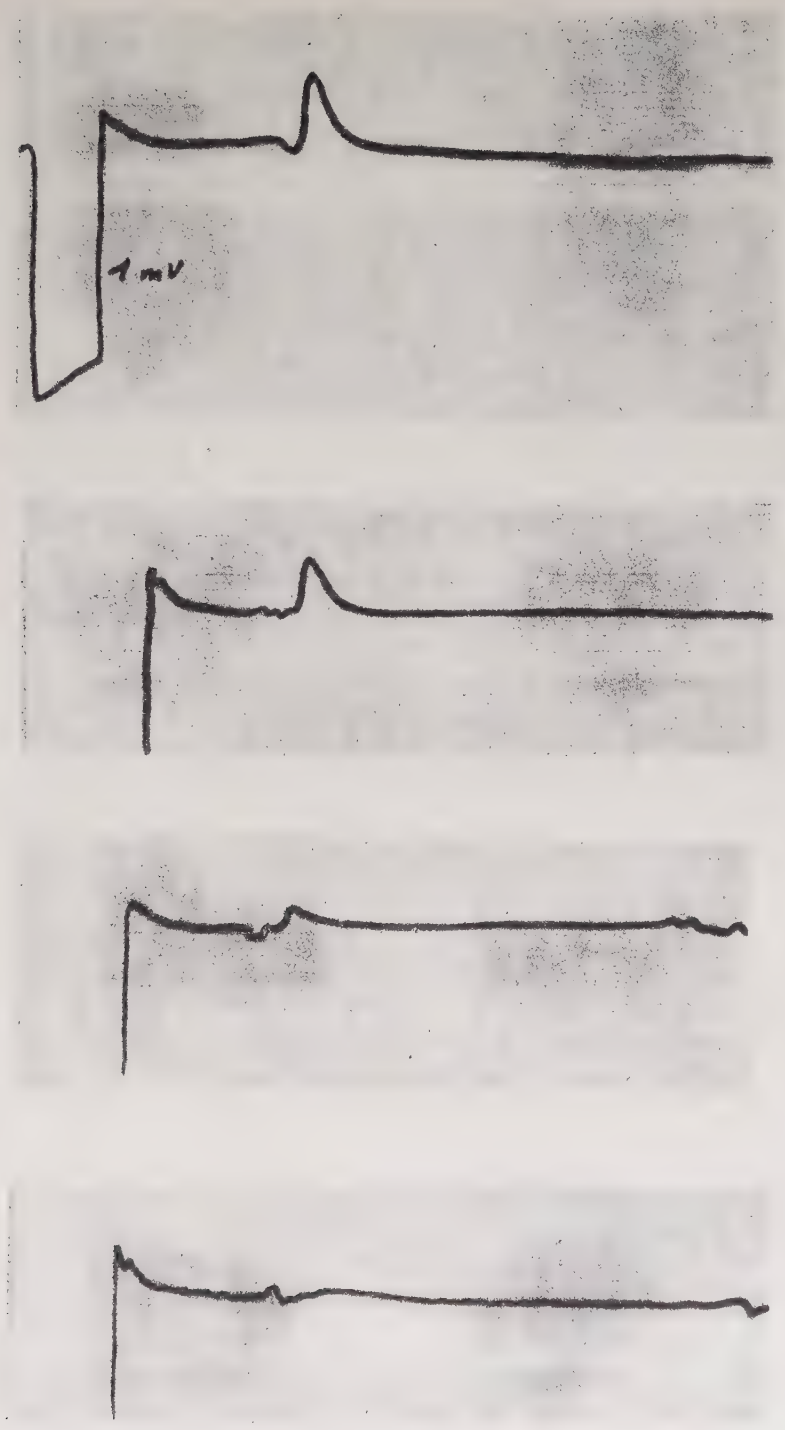


Fig 24 : Oeil latéral .
L'interposition de filtres neutre
croissante devant la source lumin
l'amplitude

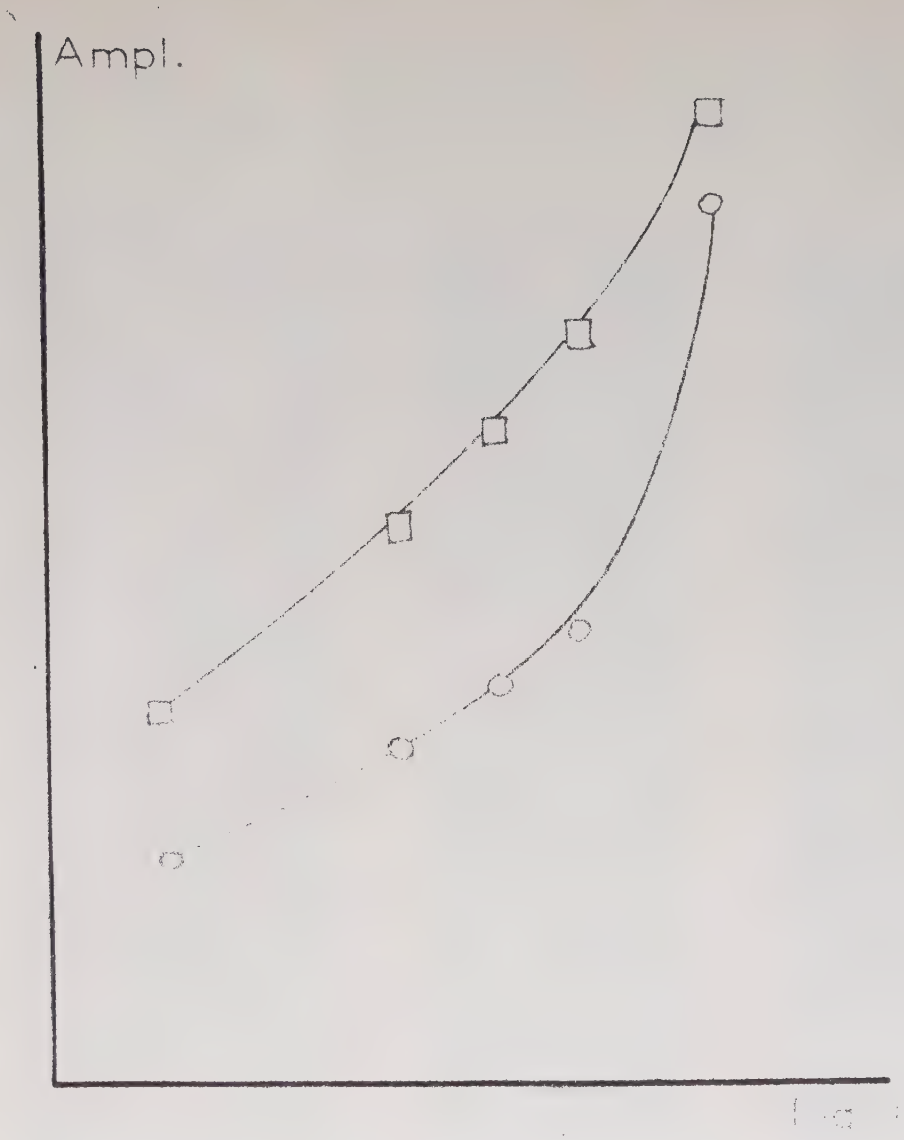


Fig I7 : Influence de l'éclairement

Les carrés indiquent les réponses de l'oeil médian, les cercles, les réponses de l'oeil latéral .

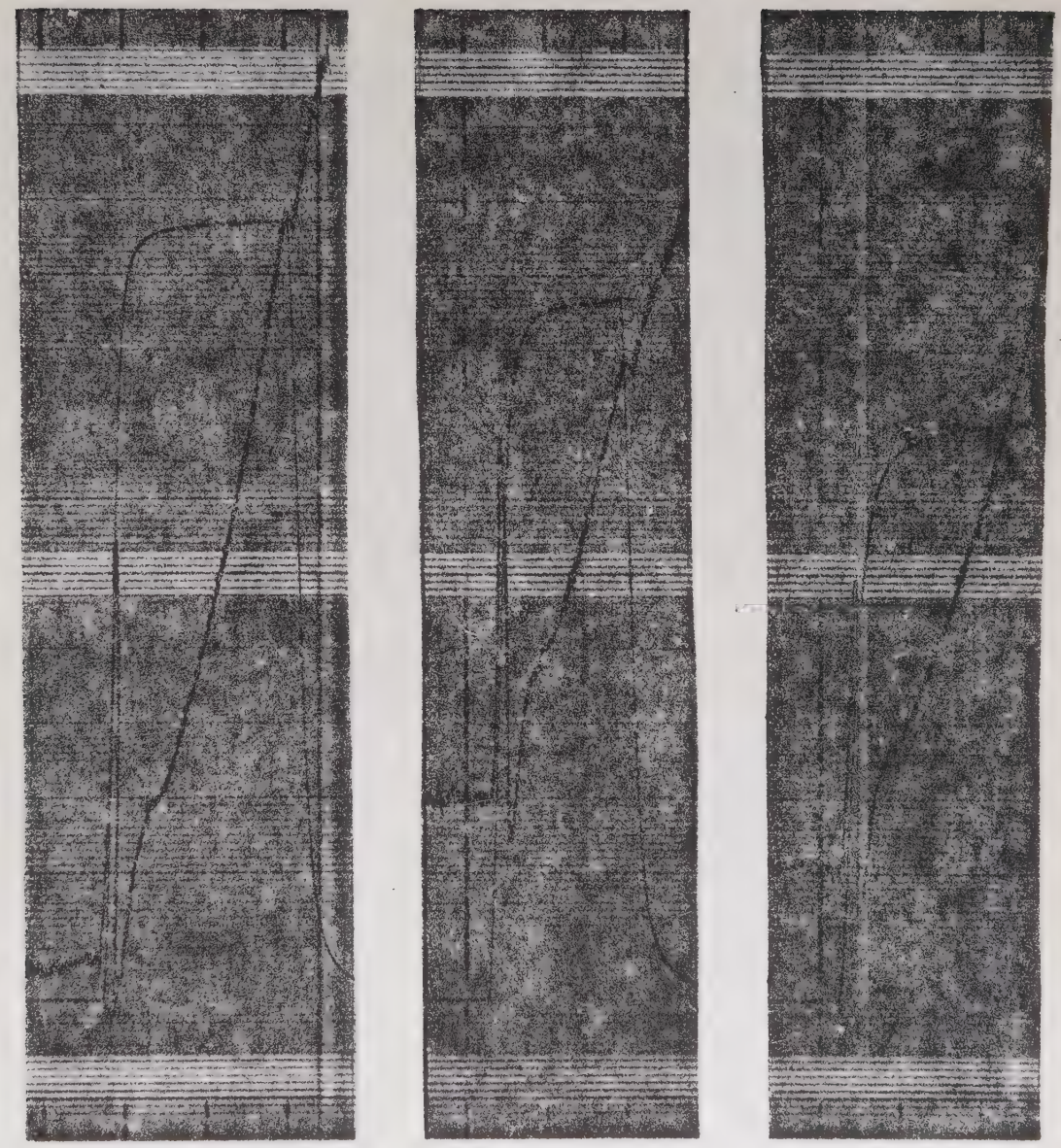


Fig 26 : Oeil médian

Modifications de l'ERG en fonction de l'éclairement . Oeil adapté à l'obscurité.

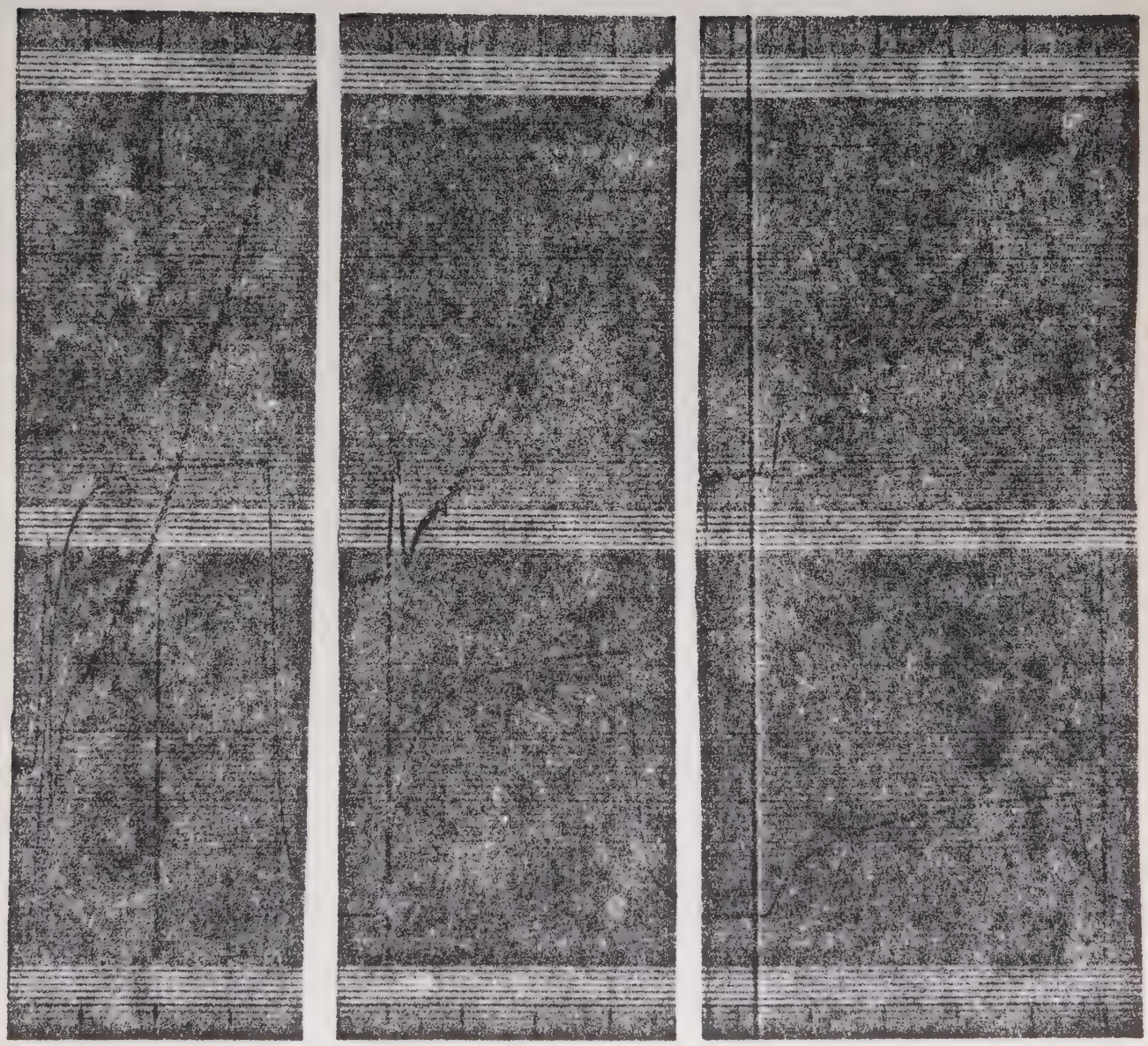


Fig 27 : Oeil médian

Modifications de l'ERG en fonction de l'éclairement. Oeil adapté à l'obscurité .

Nous avons étudié jusqu'à maintenant l'électrorétinogramme avec des luminances assez faibles . Cela nous a permis d'isoler l'onn-effect et l'off-effect . Les très fortes luminances vont nous permettre maintenant de bien mettre en évidence la forme de l'onde séparant ces deux effets .

Le stimulus lumineux est ici fourni par une lampe à iode. L'image du filament incandescent est directement formée sur l'oeil par un miroir sphérique . Le reste de l'appareillage demeure celui précédemment décrit .

OEIL MEDIAN :

Nous avons observés dans ces conditions de stimulation deux types de tracés ERG, peu différents l'un de l'autre . Le premier est réprésenté dans la figure 28 . Dès l'installation du stimulus apparaît une onde on- négative, rapide, immédiatement suivie par une onde positive . Cette onde remonte ensuite et devient négative . Dès que le stimulus cesse, apparaît une onde positive rapide (plus ou moins bien marquée) , l'off-effect . Une onde très lente, négative,suit enfin et dure 20 secondes environ .

Le second type de tracé, obtenu avec certains animaux mais rarement en fait est représenté par la figure 29 . Il diffère du premier seulement par la première onde positive qui est ici rapide . L'un et l'autre de ces tracés représentent l'ERG de l'oeil bien adapté à l'obscurité . L'adaptation à la lumière donne une onde positive très petite ou la supprime (fig 30) .

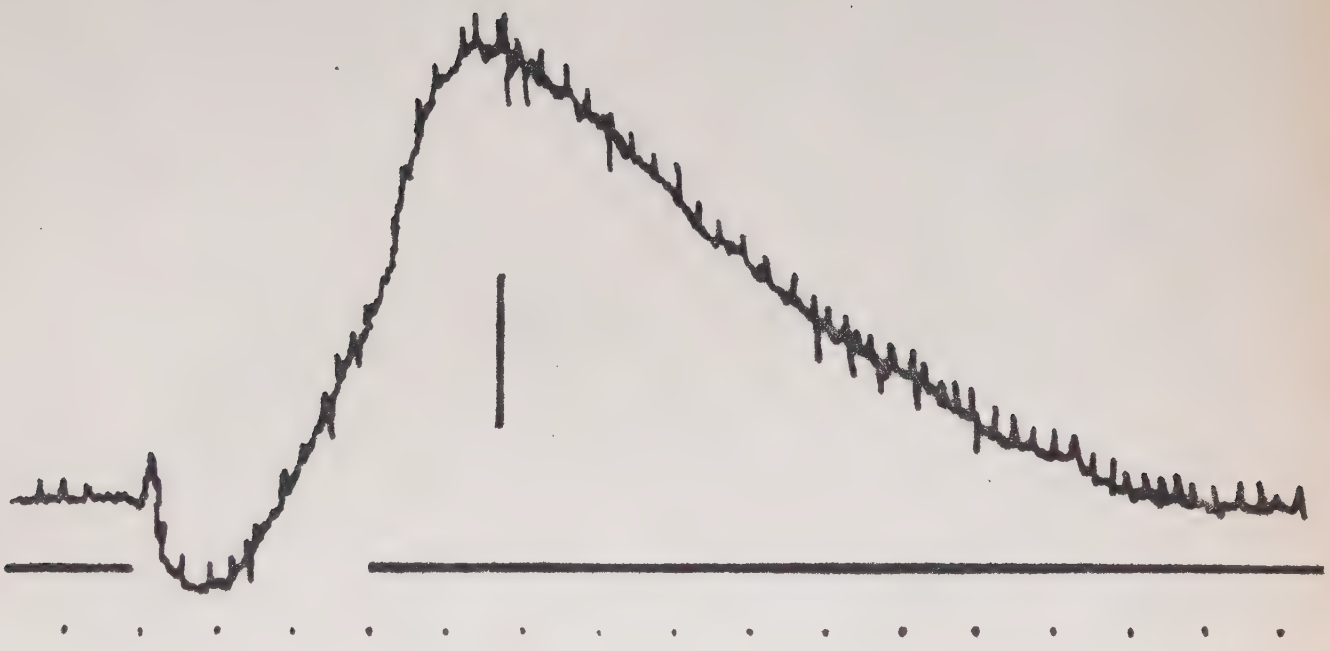


Fig 28 : Oeil médian

Morphologie générale ; oeil bien adapté à l'obscurité . Stimulus de très forte intensité .

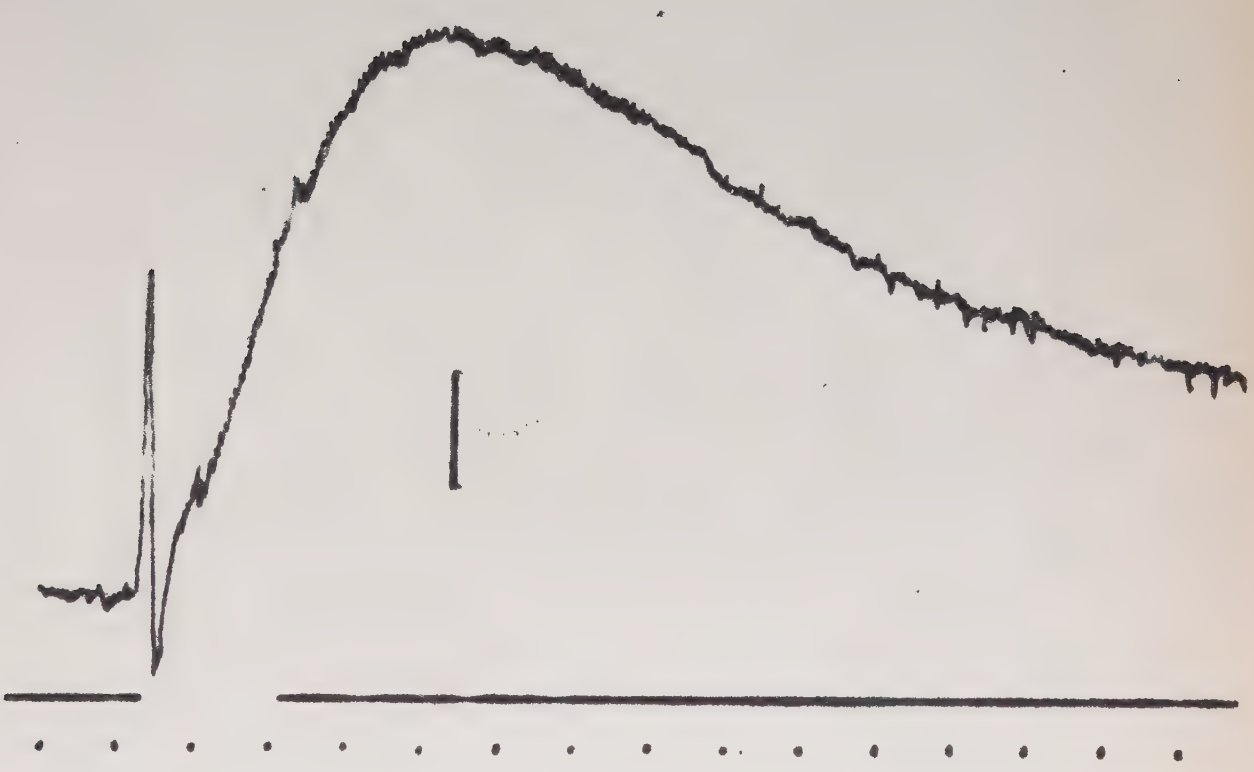


Fig 29 : Oeil médian bien adapté à l'obscurité .
Forme particulière .

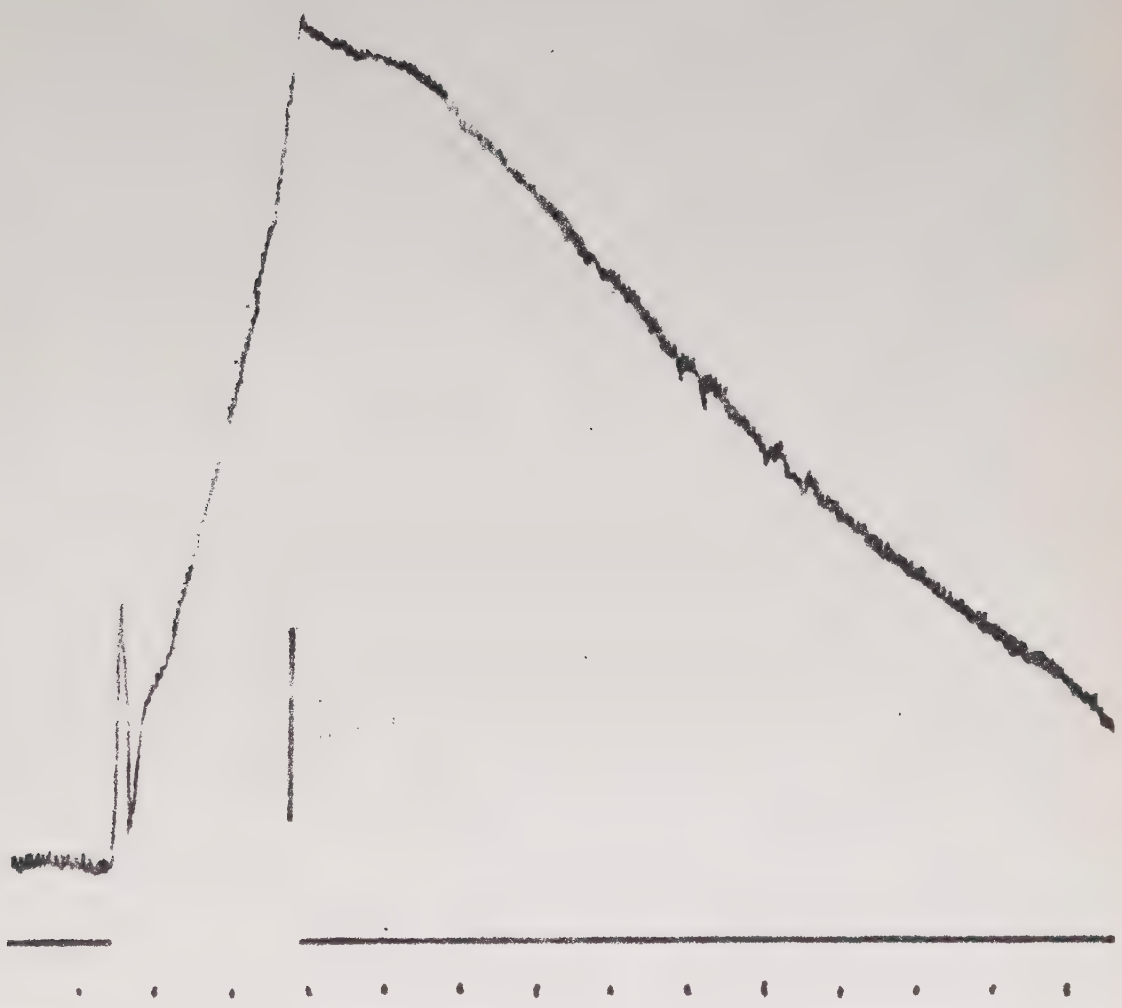


Fig 30 : Oeil médian adapté à la lumière

OEIL LATERAL :

Les yeux latéraux donnent toujours un seul type de tracé: une onde onn- très rapide suivie immédiatement par une grande onde positive, lente . A la cessation du stimulus lumineux apparaît une petite onde positive appartenant à l'off-effect puis le tracé revient à sa ligne de base . (fig 31)

L'adaptation ne semble pas modifier la forme du tracé et influe seulement sur l'amplitude des ondes .

* * *

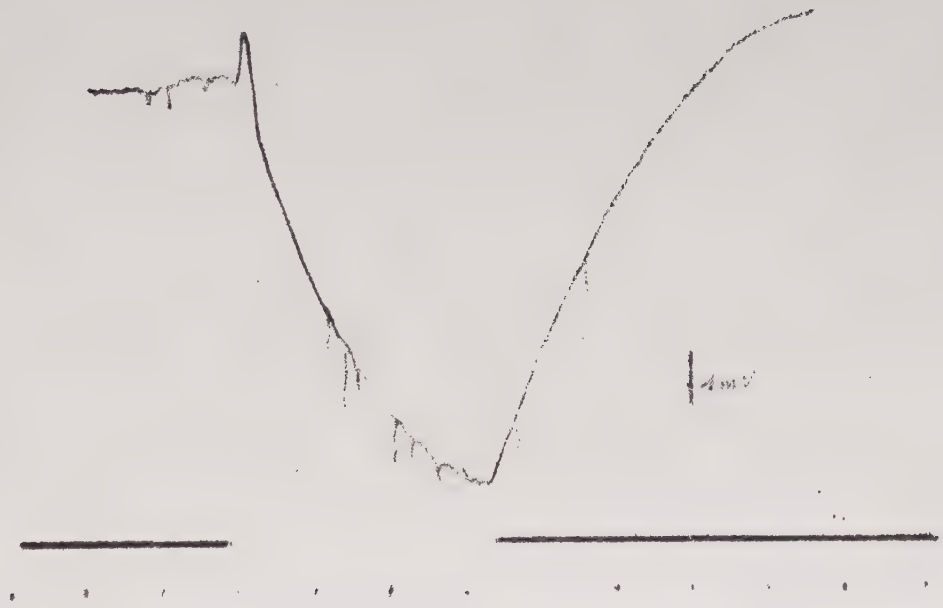


Fig 31 : Oeil latéral, animal normal
Forme générale; stimulus de très forte intensité

EFFETS DES AGENTS PHARMACOLOGIQUES SUR L'ELECTRORETINOGRAMME

Les expérimentateurs se sont toujours attachés à disséquer l'ERG et à rechercher les constituants responsables des différents accidents .

Deux techniques sont essentiellement utilisées :
- la technique des microélectrodes qui permet de situer le type d'une réponse ERG en fonction de son origine .
- les agents pharmacologiques qui ont la propriété de modifier la réponse ERG dans le temps .

Nous avons quant à nous étudié l'ERG de Androctonus australis anesthésié à l'ether d'une part, intoxiqué à la picrotoxine de l'autre .

O E I L M E D I A N

ACTION DE L'ANESTHESIE :

Pour cette étude, un coton imbibé d'éther est simplement placé devant l'animal . Au début de l'anesthésie nous observons une diminution de l'amplitude des différentes ondes (la figure 32 est pratiquement identique à la figure 28) . Puis, l'anesthésie devenant plus profonde, l'amplitude des différentes ondes continue à diminuer (fig 33 et 34) . Ensuite, les différents accidents disparaissent et seuls persistent les ondes appartenant à l'on-effect et à l'off-effect (fig 35) . Enfin, l'onde off disparaît et seule demeure une onde on- de très faible amplitude (fig 36) avant que l'oeil ne cesse de répondre définitivement . Notons qu'à ce stade de l'anesthésie, l'oeil latéral continuera lui de répondre .

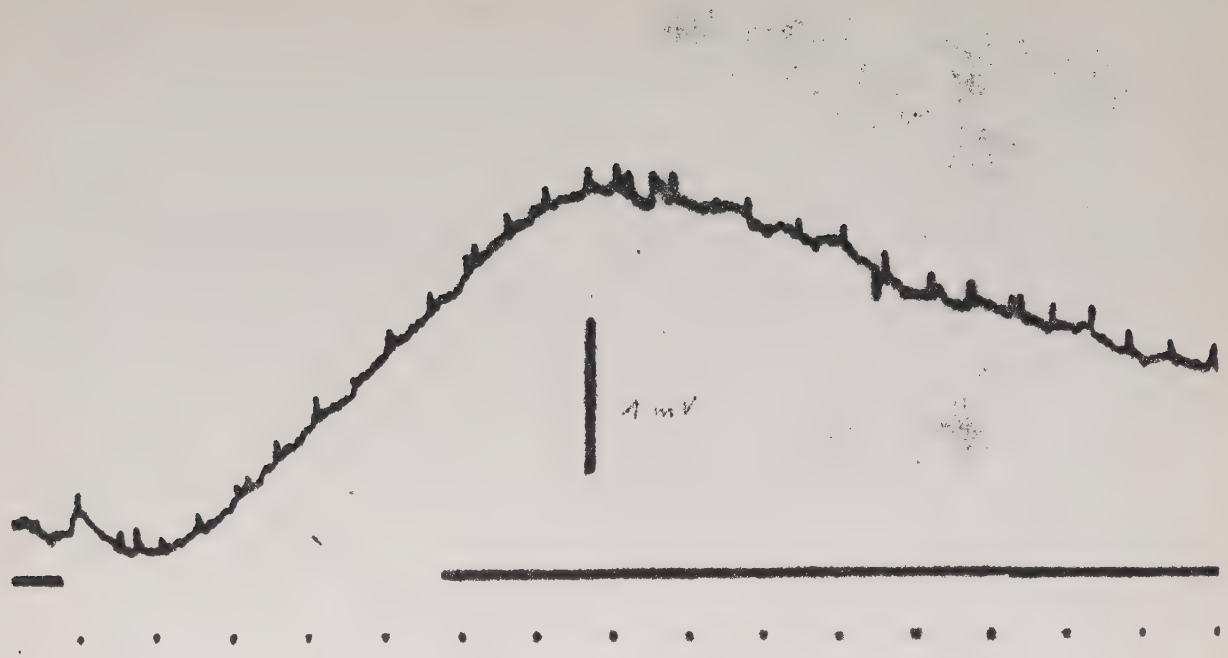


Fig 32 : Oeil médian
Début de l'anesthésie

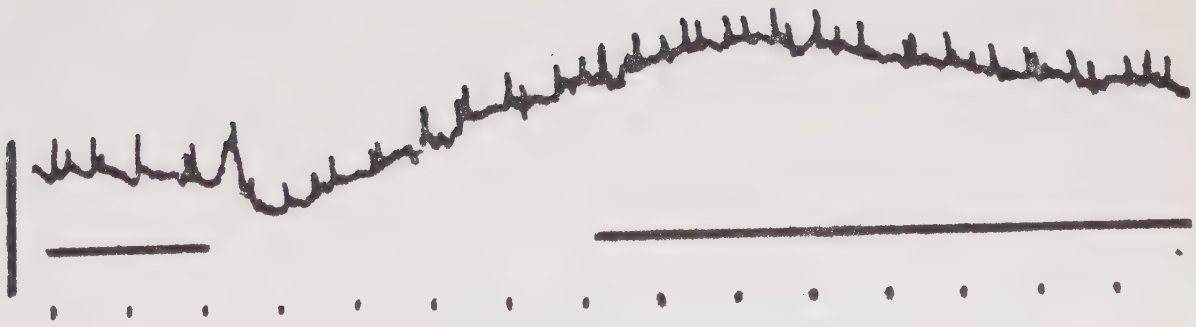


Fig 33 : Oeil médian
Sous ether

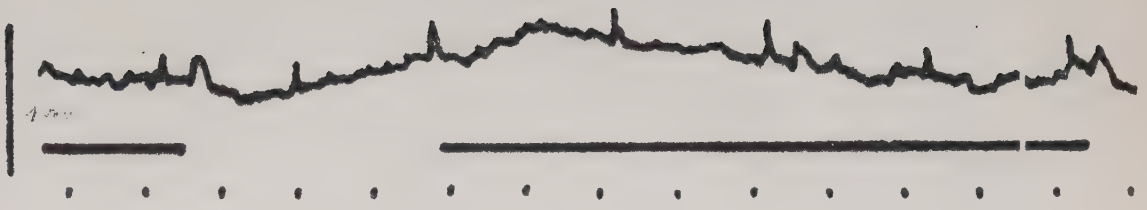


Fig 34 : Oeil médian
Phase intermédiaire de l'anesthésie

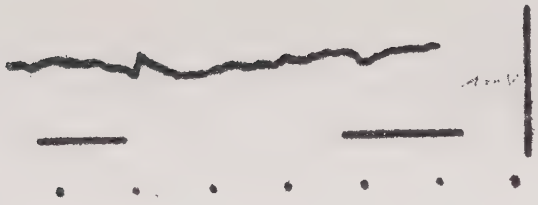


Fig 35 : Oeil médian
Anesthésie

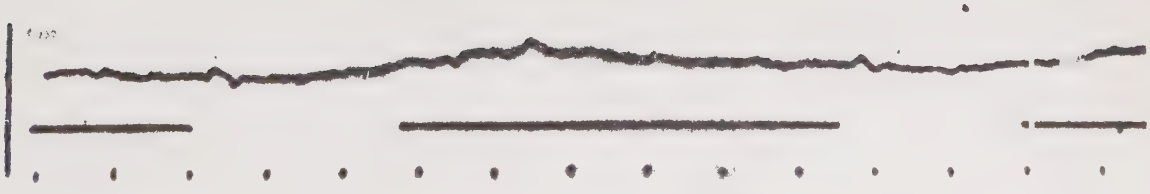


Fig 36 : Oeil médian
Phase terminale de l'anesthésie

ACTION DE LA PICROTOXINE :

L'action de la picrotoxine est tout autant remarquable . Nous avons injecté à l'animal des quantités croissantes d'une solution aqueuse à 0,IO g/litre .

Avec de petites quantités nous observons la suppression de l'onde positive et une augmentation de l'onde on- négative (Fig 37 et 38). Avec des quantités plus grandes, l'onde on- continue d'augmenter et l'onde négative diminue . Finalement nous avons seulement les ondes on- et off- comme dans la figure 36 .

SCHEMA DE STRUCTURE :

De ces expériences nous pouvons conclure que l'ERG de l'oeil médian est la superposition de plusieurs ondes. Nous proposons le schéma de structure suivant (fig 39) :une onde diphasique, nommée D, serait responsable des ondes on- et off-. Cette est résistante à l'anesthésie et à la picrotoxine . L'onn-effect de l'onde D serait suivi par une onde positive d'amplitude variable,nommée P . Cette onde dépendrait de l'état d'adaptation . Enfin, il existerait une grande onde négative, très lente, nommée N, dans la dernière partie de l'électrorétinogramme . Les stimuli de faibles luminances suppriment l'onde N .

* *

*

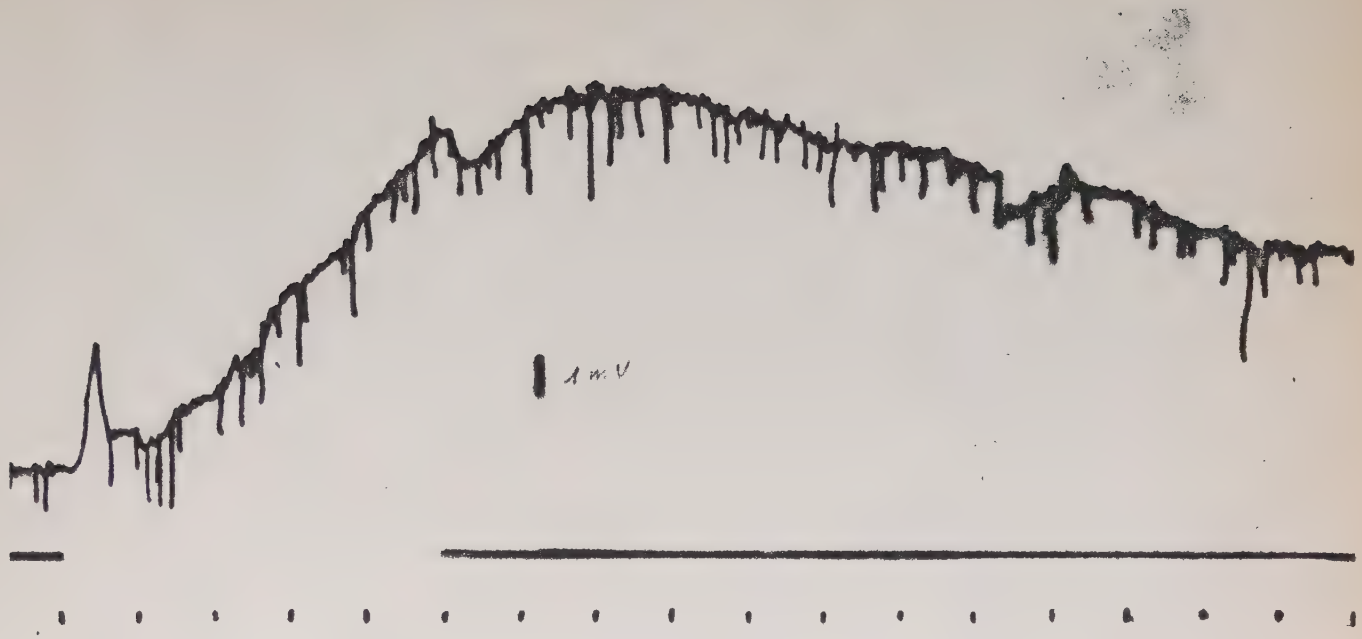


Fig 37 : Oeil médian
Action de la picr otoxine

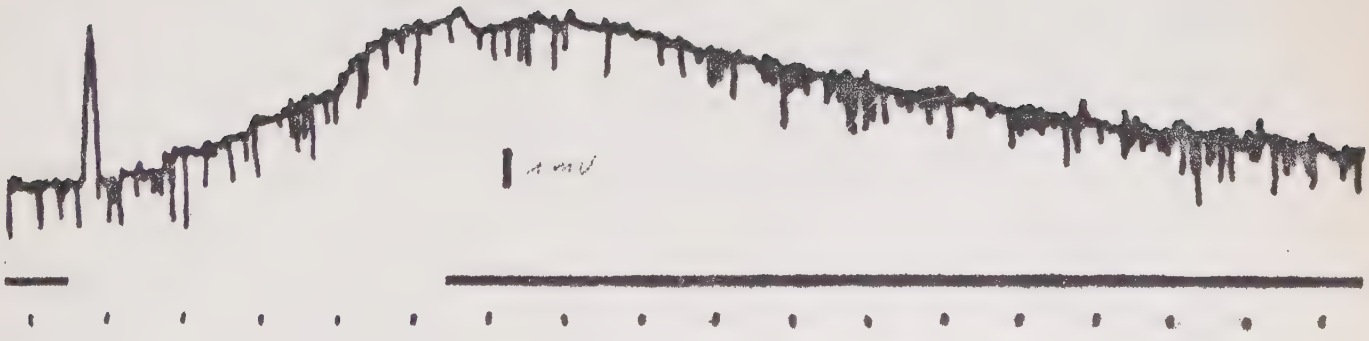


Fig 38 : Oeil médian
Action de la picrotoxine

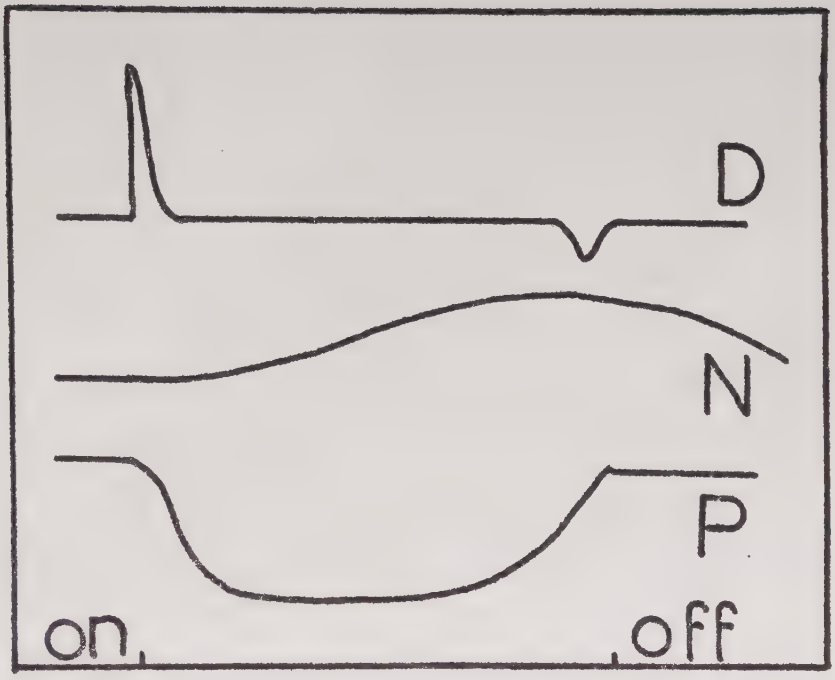


Fig 39 : Oeil médian

Décomposition du tracé ERG en ses trois composantes .

O E I L L A T E R A L

ACTION DE L' ETHER :

Les figures 40, 41 et 42 montrent l'action de l'ether . Au début de l'anesthésie on note une diminution de l'amplitude des différentes ondes . Ensuite, l'anesthésie devenant plus profonde, seule demeure l'onde négative . A la phase terminale de l'anesthésie il persiste une onde on- et une onde off- . Ces ondes persistent aussi lors de l'intoxication par la picrotoxine . Notons qu'à ce moment, l'oeil médian ne répond plus .

ACTION DE LA PICROTOXINE :

L'action de la picrotoxine est représentée par les figures 44 et 45 . Nous observons d'abord une augmentation de l'amplitude des ondes, puis la grande onde positive disparaît. Nous constatons par ailleurs l'apparition de beaucoup d'ondes parasites dues probablement à l'excitation des muscles .

SCHEMA DE STRUCTURE :

Nous pensons, d'après ces deux expériences, que l' ERG de l'oeil latéral résulterait de la superposition de deux composantes : une onde diphasique, appelée D, semblable à celle décrite dans l'oeil médian, et une grande onde positive appelée P . (fig 46) .

* * *

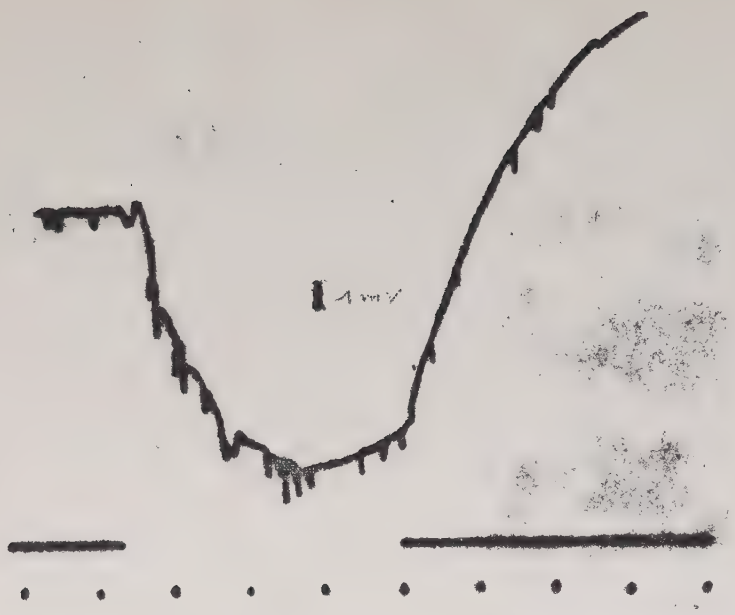


Fig 40 : Oeil latéral
Action de l'éther

Fig 41 : Oeil latéral
Action de l'éther

Fig 42 : Oeil latéral
Action de l'éther

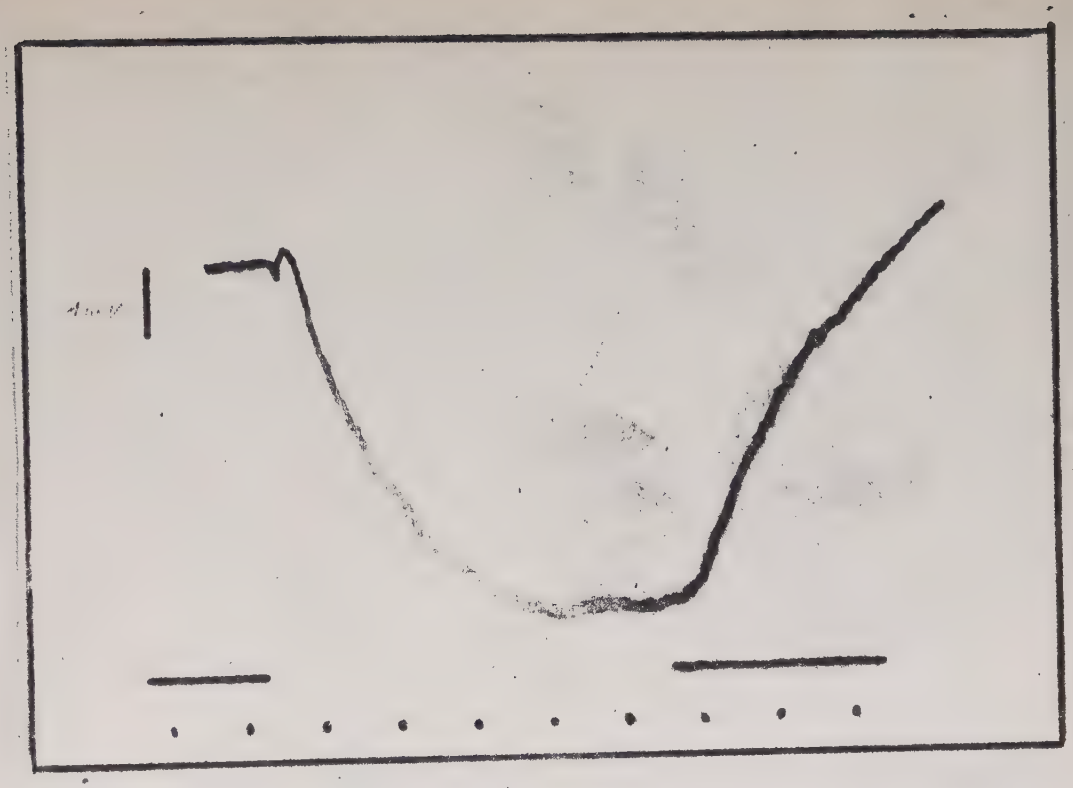


Fig 44 : Oeil latéral
Action de la picrotoxine

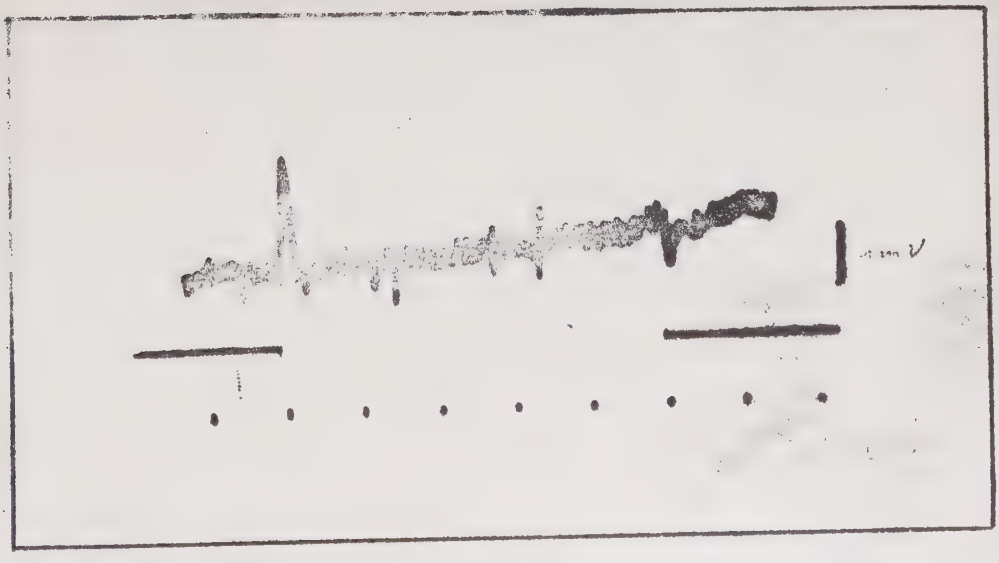


Fig 45 : Oeil latéral
Action de la picrotoxine

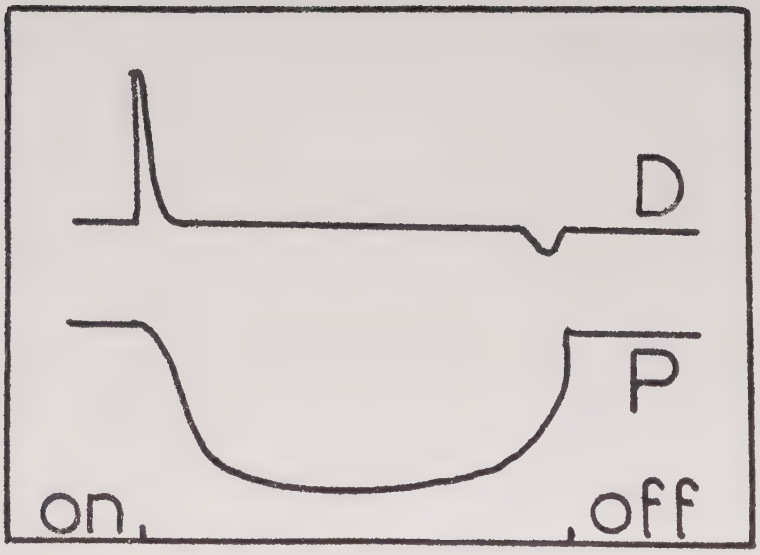


Fig 46 : Oeil latéral
Décomposition du tracé ERG
en ses deux composantes .

ACTION DE LA LUMIERE POLARISEE SUR L'ELECTRORETINOGRAMME

Pour les besoins de cette expérience un filtre polarisant est simplement placé sur le trajet du faisceau lumineux . Le filtre est monté sur un roulement à billes permettant ainsi de changer la direction de l'axe .

L'ERG est enregistré selon la technique habituelle . Toutes les 5 secondes, un stimulus de 1 seconde est donné . L'axe du filtre polarisant est chaque fois tourné de 30 degrés .

Les figures 47 et 48 montrent les résultats obtenus . Ils sont identiques pour les deux types d'yeux . L'amplitude de l'onde on- présente une modulation avec un maximum et un minimum d'amplitude .

Ainsi les deux types d'ocelles de Androctonus australis sont sensibles à l'état de polarisation de la lumière .

* * *

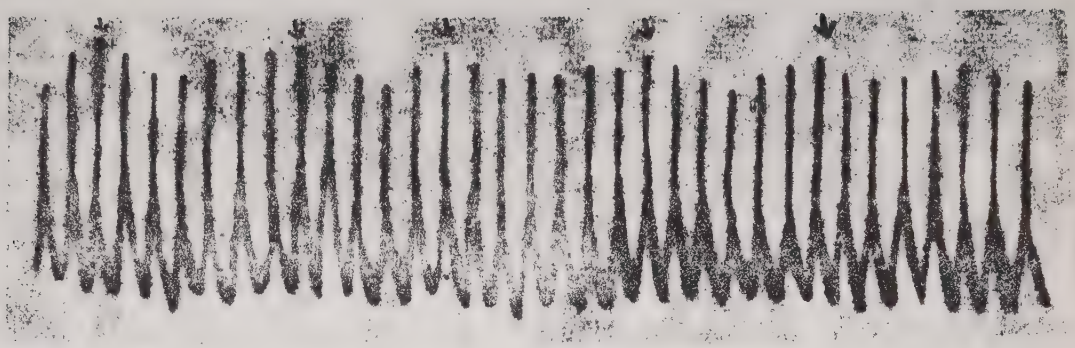


FIg 47 : Oeil médian
Action de la lumière polarisée
sur l'onde on- .

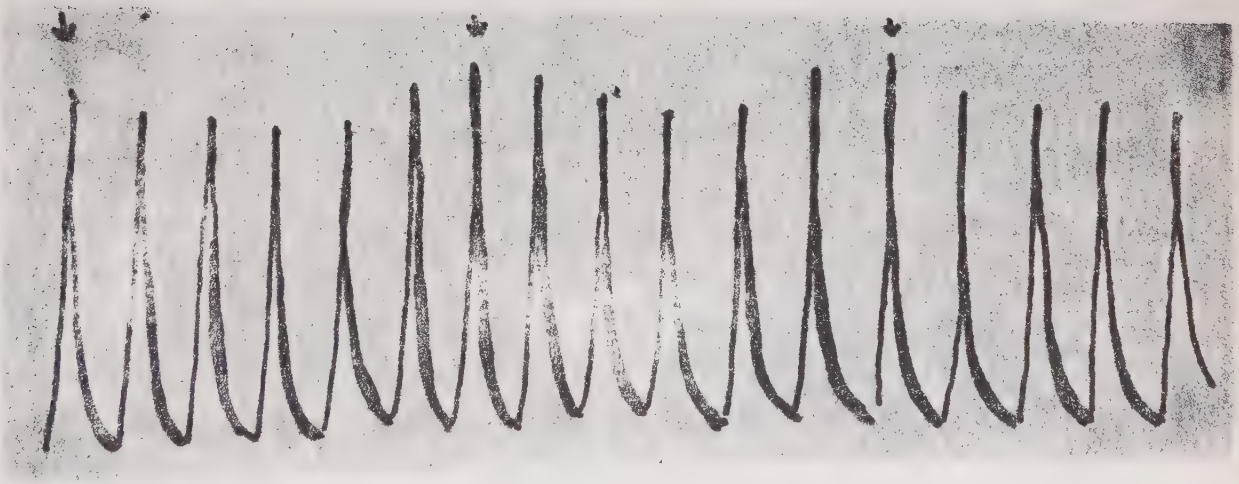


Fig 48 : Oeil latéral
Action de la lumière polarisée
sur l'onde on-

C O N C L U S I O N

Nous aurons tout d'abord à souligner un intérêt expérimental : en effet, le montage utilisé nous a donné de bons résultats . L'amplificateur en particulier est en service depuis plusieurs mois et remplit parfaitement son rôle. Le gain est suffisant pour qu'avec l'oscillographe utilisé, la sensibilité soit surabondante .

Du point de vue optique et électrophysiologique d'autre part, il est intéressant de noter les différences électro-rétinographiques des deux types d'yeux . L'étude de la dioptrique oculaire et de la formation des images montre aussi des différences . Peut être les yeux médians servent-ils à l'animal à percevoir les objets et les yeux latéraux à percevoir le niveau général de luminosité .

Enfin, du point de vue zoologique, nous avons là un exemple typique de deux éléments de bonne qualité (dioptrique et rétine), associés à un organe défectueux . Peut être y'a-t-il là un fait susceptible d'intéresser les théoriciens du tranformisme !

Le scorpion, remarque J.H.FABRE, a frappé de tout temps l'imagination populaire au point d'être inscrit dans les signes du zodiaque. C'est peut être aussi pour cela que nous avons étudié son électrorétinogramme !

* *

*

B I B L I O G R A P H I E

I. AUTRUM, H. Electrophysiological analysis of the visual systems in insects .
Experimental cell Research, I958, Suppl. 5, 426-439

2. BAHR, R. Electrophysiological Experiments on the ocelli of Lithobius forficatus L.
Zeitschrift für vergleichende Physiologie, I967, 55, 70-I02

3. CAMPAN R. , GALLO A. et QUEINNEC . Détermination électro-rétinographique de la fréquence critique de fusionnement visuel : étude comparative portant sur les yeux composés de dix sept espèces d'insectes .
C. R. Soc. Bio. , I965, I59, 2521

4. CARRICABURU, P. Amplificateur à courant continu pour usage électrophysiologique utilisant des circuits intégrés Philbrick .
Arch. origin. C.N.R.S. , I968, 447

5. CARRICABURU, P. Contribution à la dioptrique oculaire des Arthropodes : détermination des indices des milieux tranparents de l'ommatidie. T
Thèse pour le doctorat es sciences physiques, I967, Paris.

6. CARRICABURU, P. Electrorétinogramme du scorpion Androctonus australis.
C. R. Acad. Sci. sér. D, I967, 264, 2 8I9-2 821 .

7. CARRICABURU, P. & CHERRAK, M. Electrorétinogramme du scorpion Androctonus australis en réponse à des éca éclairs périodiques .
C. R. Acad. Sci. sér. D, I968, 266, I299-I301 .

8. CARRICABURU, P. Dioptrique oculaire de quelques arachnides
Bull. Mus. Hist. nat. (sous presse) .

9. DAVSON, H. The Eye
Academic press, I964.

IO. ENCYCLOPEDIE MEDICO CHIRURGICALE, " ophtalmologie "

II. GRAHAM, H. Vision and visual perception
un tome, J.Wiley Ed. , I965

12. GRASSE, P. Zoologie
Tome 1, Masson, I961, Paris .

I3. JAYLE, G.E., BOYER R.L. et SARACCO J.B. L'électrorétinographie
Tome 1, 660 p, Masson, I965, Paris .

I4. LAROUSSE, " La vie des animaux " .

I5. LE GRAND, Y. Optique Physiologique. 3 tomes .
Revue d'optique, Paris .
Tome 1. La dioptrique de l'oeil et sa correction.412p.I965
Tome 2. Lumière et couleurs. 490 pages, I965
Tome 3. L'espace visuel. 391 pages I956 .

I6. LE GRAND, Y. Lumière et vie animale
P.U.F. I967,Paris .

I7. LEUTSCHER-HAZELHOFF et KUIPER J.W. Responses of the blowfly (calliphora erythrocephala) to light flashes and to sinusoidally modulated light .
Documenta ophtalmologica, I8, I963.

I8. MAGNI F. , PAPI F. et SAVELY H.E. Research on the structure and physiology of the eye of a Lycosid Spider. II : The rôle of different paries of eyes in astronomical orientation
Arch. ital. Biol.I964, I02, I23-136

I9. MAGNI F. PAPI F. et SAVELY H.E. III : Electrorétinographic response to polarized light.
Arch. ital. Biol. I965, I03, I46-I58 .

20. MAGNI F. , SRATA P. Electroretinographic responses from the eyes of the wolf spiders Lycosa tarentula (Rossi) Arch.ital.Biol. I965, I03, 694-704.

21. MALMEJAC, J. Eléments de physiologie Flammarion Ed. , Paris I962.

22. MICHIELI S. Zur Kenntnis der zeitlichen Auflösungsvermögen der insektenaugen. Bull. Sci. Conseil Acad. RSF Yougoslavie, I965, 6,I80-I80

23. MORDUE, D.L. Spectral sensivity of the compound eye of the boll weevil asing the electroretinogram . Dissert. Abstr. I966, 26, 404I-404I

24. MULLER-LIMMROTH, W. Electrophysiologie des Gesichtssin n Sprinfer-Verlag, Berlin, I959.

25. QUEINNEC Y. , CAMPAN R. et GALLO A. Etude électrorétinographique de la fréquence critique de fusionnement visuel chez le criquet migrateur en rapport avec la phase . Réunion annuellle de zoologistes de l'INRA. Nennes,I966.

26 ROCKSTEIN M. The physiology of insecta . Academic Press, I964.

27. SHIPTON, H.W. A versatile photic stimulator for electroretinography. Clinical electroretinography, Suppl. Vision Research, I966, Pergamon Press.

28. SPEKREYPE H. and L.H. Van der Tweel " Flicker and Noise " id°

29. TASAKI K. and KARITA K. Disdrimination of horizontaland vertical planes of polarizd light by the cephalopod retina The Japanese journal of physio. I966, I6, 205-216.

30. VACHON, M. Etude sur les scorpions
Institut pasteur Alger, 482 pafes, I952.

31. WATERMANN T.H. and HORCH K.W. Mecanism of polarized light perception.
Science, I966, I54, 467-475.

32. WEALE R.A. Polarized light and the human fundu oculi.
J.Physiol. I966, I86, I75-I86.

33. WIERSMA C.A. Invertebrate nervous systems.
370 pafes, Chicago Press, I967.

34. WOLBARSHT, M.L. Visual processus in the Limulus eye.
Annual Rev.physiol. I964,29, 5I3-542.

35. WULF, V.J. Physiology of the compound eye.
Physiol.Rev. I956, 36, I45-I63.

* * *

T A B L E D E S M A T I E R E S

INTRODUCTION..... Page 8
CHAPITRE 1 10
CHAPITRE 2 21
CHAPITRE 3 35
CONCLUSIONS 72
BIBLIOGRAPHIE..... 73
TABLE DES MATIERES..... 77

* *

*